

¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución W. Schwoerbel

43





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat




BRIAN SMITH





Evolución

Biblioteca
Científica
Salvat



Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

SALVAT

Versión española del volumen diez *Evolution - Strategie des Lebens* de la colección original alemana *Dynamische Biologie*, publicado por Otto Maier Verlag, Ravensburg

Traducción: José Vicuña
Diseño de cubierta: Ferran Cartes / Montse Plass

ISBN: 84-345-8880-3 (Obra completa)
ISBN: 84-345-8923-0 (Volumen 43)
Depósito Legal: B-12586-1994
Publicada por Salvat Editores, S.A., Barcelona
Impresa por Printer, i.g.s.a., Mayo 1994
Printed in Spain

ÍNDICE

I. DESCENDENCIA

Mariposas, dientes de león, campanillas de las nieves, golondrinas, peces del coral, tilos, tigres y elefantes: más de dos millones de especies de animales y plantas pueblan nuestro planeta. ¿Existían ya desde el principio?

«Eso es lo que parece»: de los huevos de pavo real salen pavos reales; de las semillas de las campanillas de las nieves surgen campanillas de las nieves; de los huevos de golondrina salen golondrinas, y los tigres traen al mundo cachorros de tigre.

Sin embargo, los documentos petrificados —los fósiles* que nos ha legado el pasado— sugieren que las cosas no han sido siempre igual. Hubo una época en que sobre la Tierra vivían los saurios; en cambio, no había ni un solo caballo. Millones de años después, los caballos galopaban en manadas sobre las estepas; por aquel entonces ya no había saurios que hicieran temblar la tierra con sus tremendas pisadas.

La Tierra tiene su historia, y entrelazada con ella se desarrolla la historia de sus seres vivos...

---

* Petrificaciones de restos o huellas de organismos animales o vegetales. El término *fósil* viene del latín *fodere*, excavar, desenterrar. Fósil significa petrificado y también "conocido de tiempos remotos". Lo contrario de fósil sería "reciente", es decir, existente en la actualidad. Más sobre los fósiles en la página 16 y ss.

EL CABALLO, COMPAÑERO DE CAMINO DEL HOMBRE

Quizás aún más que el perro, el caballo está presente en nuestras tradiciones; en leyendas y cuentos, en canciones y refranes, en nombres de pueblos y ciudades*. En muchos lugares de Europa las fachadas de las granjas están adornadas con tallas en madera que representan cabezas de caballo. Y aunque ya hace tiempo que el caballito de madera ha dejado de ser el juguete favorito de los niños, ¡una herradura sigue trayendo buena suerte!

El caballo ha tenido una influencia decisiva en la historia de la humanidad; primero como animal de tiro y posteriormente como cabalgadura. Los romanos le denominaban *equus* y *caballus*. El jinete que lo montaba se llamaba *equis*. Caballero —y en francés *chevalier*— significa en principio hombre que va a caballo; más tarde adquirió la connotación de miembro de una orden de caballería, hidalgo o noble. Finalmente ha venido a significar persona de honor, persona respetable. El hombre se ha servido del caballo tanto en la guerra como en la paz; de su nombre se derivan palabras como *caballería*, cuerpo de soldados a caballo, o *cabalgata*, el vistoso desfile de jinetes y caballos.

¿Hubiera podido producirse, de no existir el caballo, la invasión de los hunos o el avance de los musulmanes hasta Francia? Migraciones de pueblos enteros, cruzadas... siempre eran los caballos los que tiraban de los carros o transportaban las cargas. Quien poseía un caballo podía estar entre los primeros a la hora de conquistar, y también a la hora de escapar cuando cambiaba la suerte de la guerra.

* Por ejemplo, Stuttgart, ciudad del sur de Alemania, cuyo nombre significa "jardín de las yeguas".

Para los griegos el caballo representaba un ideal de belleza, de movimientos gráciles y perfectos. El caballo ha sido atributo de los héroes, de los príncipes y los reyes. Pero también trabajó duramente durante milenios tirando del arado para roturar los campos de cultivo, o trotando con ligereza por los campos enganchado a los carruajes. Los caballos hacían posible el servicio de correos y, en general, cualquier tráfico de personas o bienes. Arrastraron barcos río arriba contra la corriente y trabajaron incluso en el interior de las minas.

El caballo ha contribuido de manera importante en la historia de la humanidad y, con seguridad, también tiene su propia y peculiar historia.

Un visitante de otro planeta probablemente se asombraría al ver cómo expresamos la fuerza de las máquinas modernas: 80 CV, 260 CV, 10.000 CV, 120.000 CV... ¿Qué tendrá que ver —se preguntaría— este potente generador con el grácil animal que acabo de ver pastando pacíficamente en el prado? Si se pusiera a indagar, descubriría que hasta hace muy poco tiempo eran los caballos los que realizaban todos los trabajos que actualmente ejecutan las máquinas. Así como las caballerías darían paso al ferrocarril, la mayoría de los caballos de labor han sido sustituidos por motores de gasolina o eléctricos. Quizá por eso todavía seguimos midiendo su potencia y rendimiento en "caballos" —caballos de vapor*—, aunque en realidad las siglas CV ya no son más que una reminiscencia de tiempos pasados.

El pasado se pone de manifiesto con frecuencia en pequeños indicios que, por costumbre y rutina, ni siquiera nos llaman la atención; sin embargo, para aquellos que saben interpretarlos constituyen verdaderas pistas para reconstruir la historia.

* El "caballo de vapor" (CV) es una medida de potencia. En la actualidad (oficialmente desde 1978) se utiliza como medida el watio: 1 CV = 736 w.

EL PIE DEL CABALLO

Siguiendo la pista que nos han proporcionado las siglas CV, sólo hemos podido seguir las huellas del caballo durante el último capítulo de su historia; por tanto, no hemos llegado demasiado lejos. ¿Existen otras pistas que nos permitan reconstruir su historia hasta el más remoto pasado? ¿Hasta dónde podemos remontarnos? ¿Dónde comienza la historia del caballo?

El propio caballo puede darnos algunas pistas sobre su pasado. Los caballos son ungulados solípedos, es decir, con un casco formado por una sola uña. Pero si observamos detenidamente su esqueleto encontraremos a ambos lados del hueso metacarpiano, o del metatarsiano, unos huesos alargados y escasamente desarrollados; estos dos huesos se denominan "metapodianos estiliformes" o "estiletes óseos", y son de carácter vestigial. ¿Cómo podríamos interpretarlos?

Puesto que en general los vertebrados poseen cinco dedos en sus extremidades, podemos suponer que se trata de los huesos metatarsianos —o metacarpianos— de dos dedos que actualmente no existen.

Los criadores de caballos conocen un tipo de malformación que aparece de cuando en cuando: los potros nacen con dos dedos en cada pata —o incluso con tres—, cada uno con su correspondiente pesuño. Esto va siempre acompañado de un mayor desarrollo de los huesos estiliformes. En estos casos se suele decir que se ha producido un "salto atrás" en la evolución*. ¿Es esto un indicio de que los antepasados de nuestro caballo doméstico tenían más dedos en las patas?

Más asombroso aún resulta el hecho de que durante la gestación el embrión está unido a un saco vitelino. En los

* Se denomina "atavismo". Del latín *atavus*, tatarabuelo.

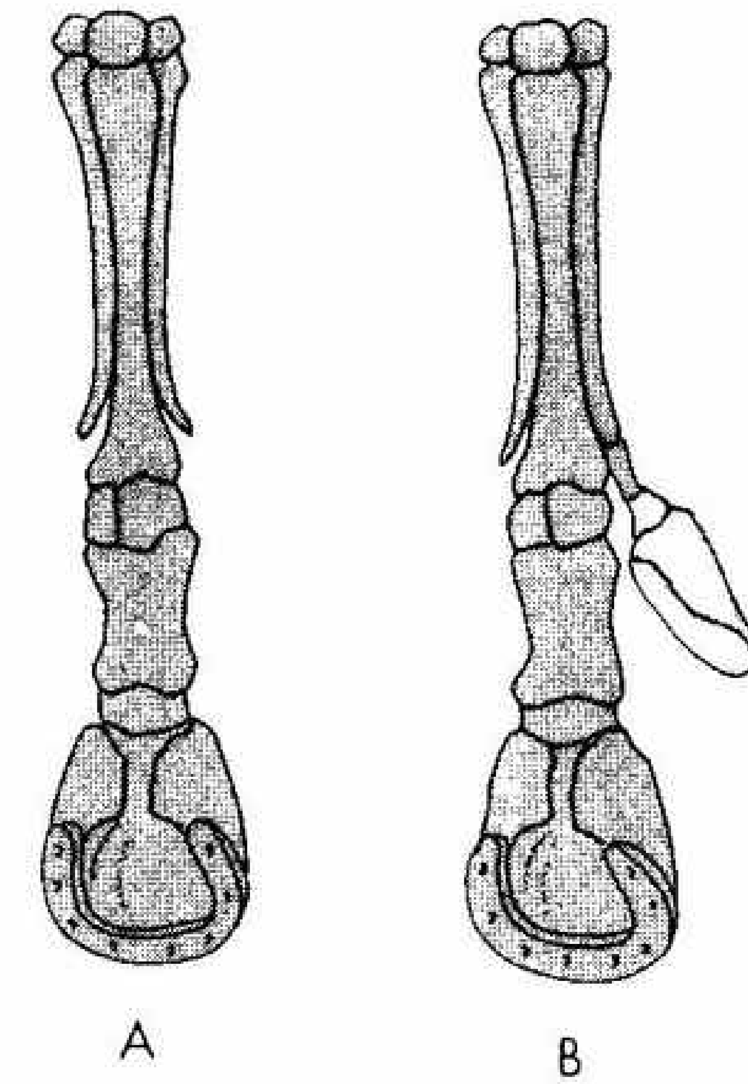


Fig. 1-1. A) Esqueleto del pie de un caballo. A ambos lados del hueso central (metatarsiano) pueden apreciarse dos estiletes óseos: los metapodianos estiliformes. B) Atavismo. Extremidad delantera de un caballo vista desde atrás. De uno de los huesos estiliformes sale un dedo vestigial con su correspondiente pesuño.

peces, reptiles y aves, cuyos embriones se desarrollan dentro del huevo, la función del saco vitelino está clara: contiene la "yema" del huevo, es decir, los nutrientes y reservas de energía que alimentarán al embrión hasta su completo desarrollo. Sin embargo, las yeguas paren a sus potros ya desarrollados; el embrión se alimenta a través de la placenta y no necesita el saco vitelino. Pese a ello, sigue existiendo. ¿Para qué? ¿Se trata de otra "pista" que nos conduciría a los antepasados del caballo? Y si no, ¿cómo podría explicarse la formación de un saco vitelino que carece de utilidad?

Es fiesta en la ciudad. Se celebra un gran desfile de carrozas. Un carruaje profusamente engalanado y tirado por cuatro parejas de caballos avanza lentamente por la calle. Le sigue una banda de música. A una señal del director, la banda inicia una alegre marcha al compás de bombos y platillos. Los caballos se espantan, se encabritan y ¡no hay quien pueda sujetarlos! Desbocados, galopan hacia la

plaza. Es una suerte que las calles sean bastante anchas. Por fin, un valiente transeúnte consigue hacerse con las riendas y detener la carroza. ¿Por qué ha ocurrido esto?

El caballo es uno de los más antiguos animales domésticos. Hace ya varios miles de años que el hombre lo cría, lo doma y lo adiestra. Ya ha perdido la naturaleza salvaje y asustadiza de sus antepasados; se deja acariciar, montar y no se espanta con facilidad.

Sus antepasados, los caballos salvajes, son bien diferentes (véase lámina 1-1): un animal de la estepa que vive en manadas, cuya constitución se adapta perfectamente a la vida en las grandes llanuras, dotado de ojos grandes y buena vista, un fino olfato y un oído extraordinariamente sensible, como nos lo demuestra la agilidad con que mueve sus grandes pabellones auditivos.

Cualquier ruido extraño o inesperado que se produzca en su entorno inmediato, cuya procedencia o significado no pueda ser visto u olfateado, alarmará a toda la manada. ¿Cómo reaccionan estos animales ante un peligro potencial? Una dentadura de herbívoro no es muy adecuada para la lucha*; en cambio, sus largas patas pueden cocear mientras galopan. Su sistema de defensa es la huida: en caso de peligro ¡hay que escapar, hacia donde sea, pero escapar!

Y eso es precisamente lo que hicieron los caballos que tiraban de nuestra carroza. La música repentina de la banda que desfilaba detrás de ellos fue lo que originó su instintiva huida. En este momento de terror su antigua naturaleza salvaje resurgió: la herencia de sus antepasados, los habitantes de las grandes estepas.

Los huesos estiliformes vestigiales, el "salto atrás" en la evolución, el saco vitelino, el desencadenamiento de los primitivos instintos salvajes: estos simples ejemplos de la

* En caso de verse acorralados pueden defenderse mordiendo y dando coces.

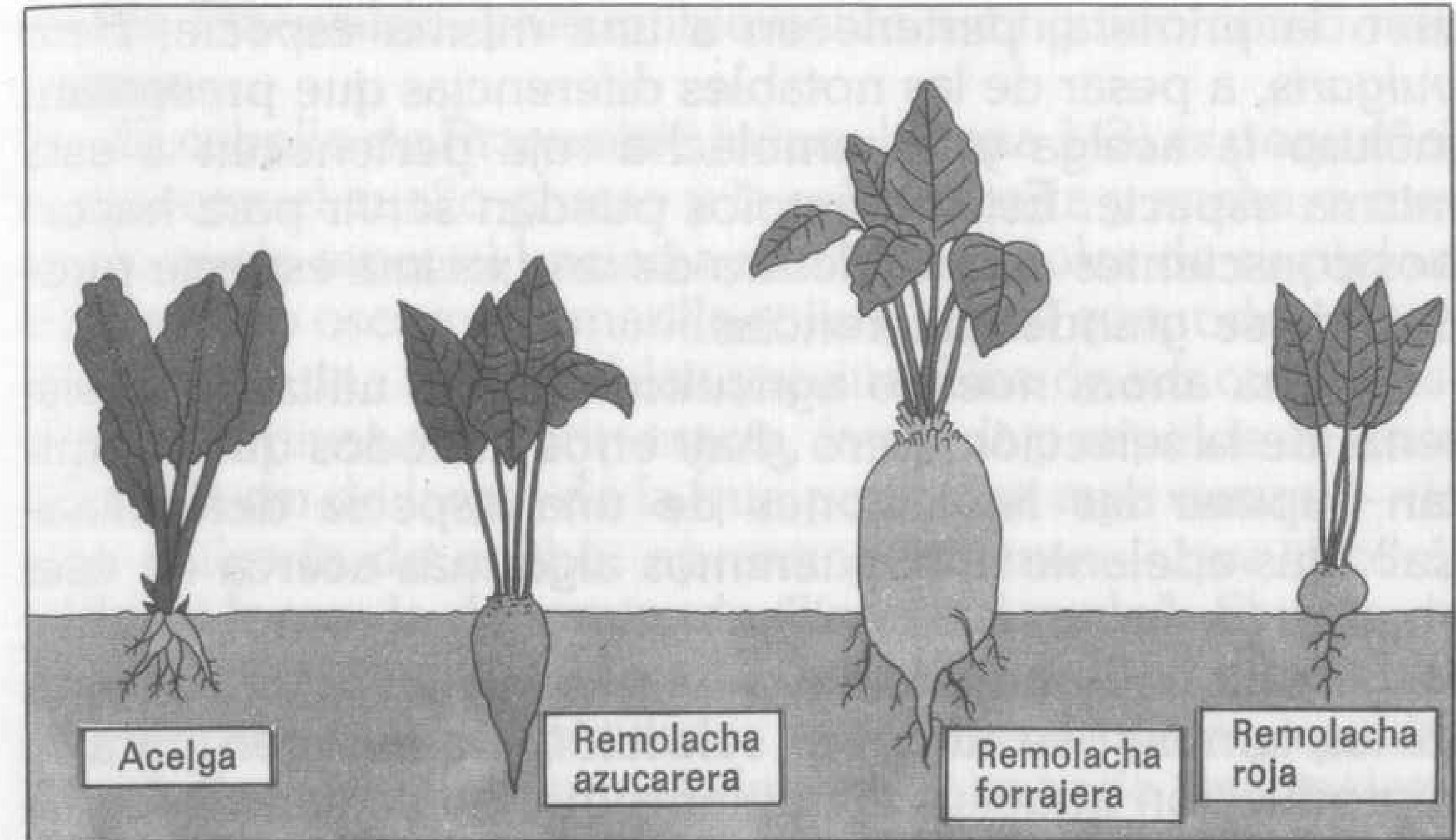


Fig. 1-2. Parientes de la remolacha forrajera.

anatomía, embriología y etología del caballo son indicadores que apuntan hacia su pasado, hacia las características y formas de vida de sus antepasados.

EL TRABAJO DE UN AGRICULTOR

Cuando Franz Achard comenzó en 1750 a cultivar remolachas en Silesia, seleccionó para la siembra las remolachas forrajeras que le parecieron más dulces, y siguió empleando este método durante mucho tiempo: de generación en generación, fue seleccionando las remolachas más dulces de cada cosecha. Su famosa "remolacha blanca de Silesia" llegó a tener un 8 % de azúcar. Otros agricultores continuaron con el método de Achard*. La remolacha azucarera y la remolacha forrajera, de la que se ob-

* Llegaron a contener hasta un 27 % de azúcar, pero no más, porque una cantidad superior hubiera modificado el funcionamiento de las células.

tuvo la primera, pertenecen a una misma especie, *Beta vulgaris*, a pesar de las notables diferencias que presentan. Incluso la acelga y la remolacha roja pertenecen a esta misma especie. Estos ejemplos pueden servir para hacernos conscientes de que dentro de una misma especie pueden darse grandes diferencias.

Hasta ahora nuestro agricultor sólo ha utilizado el sistema de la selección, pero ¿hay otros métodos que permitan superar las limitaciones de una especie determinada? Más adelante averiguaremos algo más acerca de esta cuestión.

Al igual que en el cultivo de plantas, en la cría de animales también se utiliza la selección: se escogen para la reproducción aquellos ejemplares que presentan de forma más marcada los caracteres y cualidades deseados.

DE TROFEO DE CAZA A ANIMAL DOMÉSTICO

Minuciosas investigaciones realizadas recientemente han llegado a demostrar que nuestro actual caballo doméstico desciende exclusivamente del caballo salvaje de las estepas mongoles.

Debido a una afortunada casualidad hemos podido llegar a conocer con bastante detalle a este antepasado salvaje del caballo. Fue descubierto, poco antes de que se extinguiera, por el investigador ruso Nikolaj Mijailovich Przewalski en la provincia de Kobdo, en Mongolia. Pero Przewalski no consiguió capturar ningún ejemplar de este escurridizo caballo. Dos años más tarde, el zoólogo ruso J. S. Poljakov hizo una descripción científica de esta especie, a la que denominó *Equus przewalskii**, el caballo de Przewalski, presumiblemente extinguido como raza salvaje.

El caballo de Przewalski (véase lámina 1-3) es pequeño, recio, con el cuello grueso y la cabeza corta y ancha; a menudo suele tener el hocico achatado. El color de su piel va del castaño oscuro al amarillo rojizo; la piel que rodea el hocico forma una mancha blanquecina. Una de sus características distintivas es su crin erecta, formada por pelos de unos 15 ó 20 cm de largo, de la que parte una raya oscura —de una pulgada de ancho, aproximadamente— que recorre todo el lomo; la denominada "línea del mulo". El pelo de la crin cambia cada año. Sin embargo, en cautividad es frecuente que no se produzca el cambio de pelo y que las crines sigan creciendo y se doblen, formando una melena hacia un lado, como la que vemos en nuestros caballos domésticos. Las altas estepas salinas, las dunas y las áridas tierras de los desiertos mongoles fueron los últimos hábitats de este caballo salvaje. Solía formar pequeñas manadas compuestas por unos veinte animales y llegaba a vivir de 20 a 30 años. Su relincho era similar al del caballo doméstico.

Poco después, de forma completamente inesperada, surgió una posibilidad de adentrarse en el pasado tras las huellas del caballo salvaje: en 1879 se descubrieron en el norte de España las famosas pinturas rupestres de las cuevas de Altamira, cuyo origen se remonta a la Edad de Piedra. Pero debido al escepticismo de los expertos, a quienes parecía imposible la existencia de estas primeras y casi perfectas pruebas de un arte de la Edad de Piedra, todavía tuvieron que transcurrir algunos años, en los que se realizaron otros descubrimientos de este tipo, para que se reconociera su autenticidad. Algunas de estas pinturas —de unos 10.000, 20.000 ó 30.000 años de antigüedad— representan caballos salvajes. Todos los animales que aparecen en las pinturas presentan crines erectas, la "línea del mulo" y el hocico "enharinado": ¡exactamente las señas de identidad del caballo de Przewalski! Esto viene a demos-

* En los parques zoológicos —sobre todo en el de Praga— viven actualmente unos 120 caballos de Przewalski. Esto ha sido posible gracias al esfuerzo de Carl Hagenbeck, que, tras superar innumerables dificultades, consiguió a principios de siglo traer 40 ejemplares a Europa.

trar claramente que en aquella época esta especie de caballo no sólo se daba en el centro y norte de Asia, sino que se extendía por todo el centro de Europa, como ha podido ser confirmado por innumerables hallazgos de huesos fosilizados. Pero tales hallazgos demuestran algo más: para los hombres de la Edad de Piedra el caballo salvaje no era una bestia de carga ni una montura, sino tan sólo una presa de caza. En el sur de Francia, bajo las rocas de Solutrée yacen todavía restos de los huesos de 20.000 caballos salvajes de la Edad de Piedra, que, acosados por sus cazadores, encontraron allí la muerte. Sólo en el período inmediatamente posterior a esta época, es decir, ya después del año 10.000 a. C., consiguió el hombre domesticar al caballo. ¿Qué es lo que sabemos sobre ello?

Únicamente los documentos escritos y las pinturas pueden proporcionarnos información sobre este proceso. La representación gráfica del caballo más antigua en relación con este tema proviene de finales del año 4000 a. C. Se trata de una figurita tallada en marfil encontrada en Susa (actualmente en la región del suroeste de Irán), que representa un caballo con la crin colgante; un claro indicio de su proceso de domesticación. Durante el tercer milenio antes de Cristo los caballos eran ya utilizados como monturas en Mesopotamia. Los asirios empleaban caballos grandes y robustos para tirar del arado en los siglos XII y XIII a. C. A partir de la Edad del Hierro (desde el año 800 a. C.), los caballos eran utilizados en Europa como bestias de carga. Carlomagno (768-814) encargó que se criaran caballos robustos capaces de cargar un mínimo de dos quintales.

La utilización del caballo como bestia de carga o de tiro no estuvo muy difundida en la antigüedad. Los arreos se colocaban alrededor del cuello del animal, de forma que acarrear una carga muy pesada le ahogaría. En algunos relieves antiguos los caballos aparecen representados con la cabeza erguida y echada hacia atrás; esta postura

era debida a la manera de enganchar el tiro y no —como se ha interpretado erróneamente— a su brío o arrogancia. Sólo en los siglos XI y XII después de Cristo, el punto de tiro fue trasladado del cuello a la espalda. Fue también por aquella época cuando se empezó a herrar a estos animales; la herradura les proporcionaba un mayor apoyo y resistencia a la hora de tirar de pesadas cargas. A lo largo del tiempo el hombre ha conseguido criar una gran variedad de razas de caballos, en correspondencia con las innumerables tareas que ha hecho desempeñar a este animal. Todas son caballos domésticos y, por tanto, pertenecen a la misma especie, a pesar de que las diversas razas son muy diferentes. Un fenómeno similar se da con las razas de perros; hay perros San Bernardo, teckel (zarcero), fox-terrier (zorrero) y otros muchos.

Según su temperamento, los caballos se dividen en dos grupos: *caballos de sangre fría* y *caballos de sangre caliente*. A la cabeza de los caballos de sangre caliente encontramos los llamados *pura sangre*: caballos nobles que se utilizan para montar y como caballos de carreras; son inquietos, rápidos y resistentes, del tipo de los caballos árabes. Los cruzados los introdujeron en Europa, donde fueron utilizados para "ennoblecer" las razas ya existentes. De esta forma surgió, por ejemplo, el pura sangre inglés. Los *caballos de media sangre* son animales algo más pesados y tranquilos; durante muchos años han sido los que usaban los campesinos como montura o como animal de tiro. Los Trakehner y Lippizianos tienen ya una larga tradición; los de Hannover, Holstein y Oldemburgo son muy conocidos, al igual que los Haflinger del este del Tirol. En cambio, el típico caballo que antiguamente tiraba de los carros de mercancías era el sangre fría: tranquilo, pesado, corpulento y dotado de una impresionante fuerza de tiro. Originalmente este caballo fue criado para los caballeros. Tras la denominación "belga" encontramos varias razas de

este tipo de caballo; otras pertenecen al grupo de los sangre fría de Renania, a la estirpe Pinzgalier de Austria, a los sangre fría bávaros o a los alazanes de la Selva Negra. A las razas de constitución más pequeña pertenecen, por ejemplo, los famosos poneys de las islas Shetland, los caballitos de los fiordos noruegos y también el conocido caballo de la Camarga, que generalmente es de color blanco. Los famosos Mustangs de América del Norte descienden originalmente de los caballos domésticos europeos, que volvieron al estado salvaje; a partir de ellos los indios consiguieron criar sus resistentes poneys. También descendientes de los caballos domésticos, escapados o dejados en libertad, son los conocidos cimarrones de América del Sur y los Brumbies de Australia.

ESPECIES Y RAZAS

De los caballos nacen sólo caballos; de los perros, perros, y de los castaños de Indias, castaños de Indias. El hombre nunca había observado otra cosa: las plantas y los animales, al reproducirse, producen individuos de su misma especie. La experiencia estaba de acuerdo con el relato bíblico de la Creación. Durante milenios fue aceptada, tanto por los eruditos como por los incultos, la misma idea que John Ray* —uno de los primeros científicos dedicados a la sistemática— seguía enseñando todavía en 1700: «Una especie nunca puede surgir de la semilla de otra especie... En la naturaleza el número de especies es fijo y limitado... constante e inmutable.» El dogma de la inmutabilidad de las especies se mantuvo hasta comienzos

* John Ray (1672-1705), zoólogo inglés. Hacia finales del siglo XVII recopiló en dos grandes volúmenes todos los conocimientos existentes sobre la sistemática de las plantas, sobre anatomía y sobre insectos. Fue el primero en reconocer que las ballenas son animales mamíferos. La sistemática es el estudio de la clasificación y ordenación de animales y plantas.

del siglo XIX. Parecía estar confirmado por cientos de casos conocidos, y a nadie se le hubiera ocurrido ponerlo en duda. Pero ¿qué es en realidad una especie?

Ya en tiempos de los griegos se intentó clasificar la gran diversidad de animales y plantas existentes en la naturaleza. Pero, ¿cuáles serían los caracteres que servirían para adoptar el criterio principal? Cualquier aficionado a coleccionar minerales, sellos o cualquier otro objeto conocerá este problema. Aristóteles dividió las plantas en hierbas, arbustos y árboles; y los animales en sanguíneos y sin sangre. Conrad Gesner* dividió los animales en grandes grupos, estableciendo después un orden alfabético dentro de cada grupo. Linné** fue el que más éxito obtuvo en el intento. Sentó las bases de la clasificación sistemática, botánica y zoológica, que empleamos actualmente. Aun así, tampoco fue capaz de superar todas las dificultades. Consideremos, por ejemplo, el diente de león: presenta toda una gama de formas. ¿Qué caracteres son los más importantes? ¿Cómo ordenar las diferencias entre los sexos en el caso, por ejemplo, de las características del plumaje de aves machos y hembras? ¿Cómo clasificar a los animales y plantas que presentan una alternancia de generaciones, como los helechos y musgos o los celentéreos?

Hace 150 años, el zoólogo Richard Owen*** consiguió eludir el problema mediante una hábil fórmula: «Consideraremos como especie todo lo que se agrupe y aparee.» Aún más explícito fue el botánico Koelrenter, que ya en 1760 escribía: «Pertenecen a una misma especie todos los individuos capaces de producir descendientes fértiles.» Por tanto, el criterio no se basa en la produc-

* Conrad Gesner (1516-1565), naturalista sueco. Fue el primer científico que intentó establecer un orden sistemático en la botánica. También escribió algunos tratados sobre zoología.

** Carl von Linné (1707-1778), botánico sueco. Creó el sistema de nomenclatura binomial; su obra principal se titula *Systema naturae*.

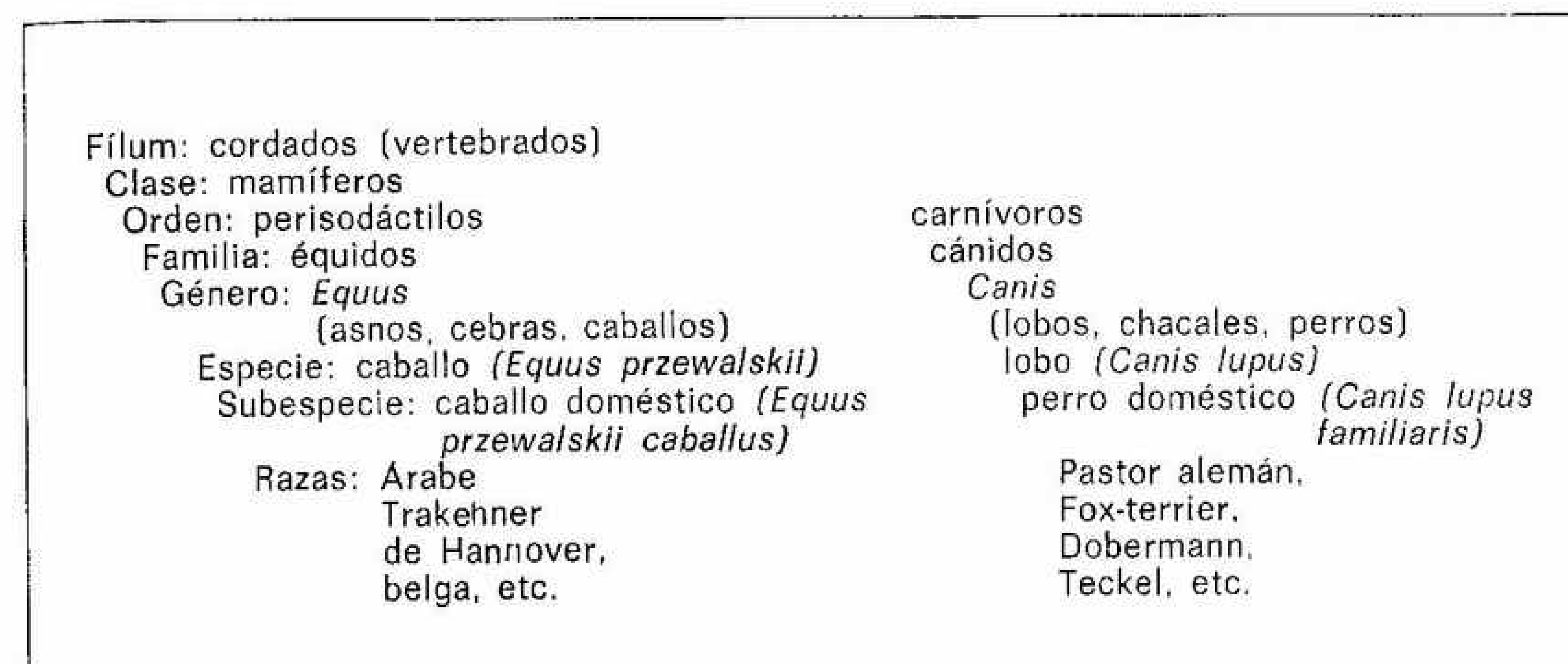
*** Richard Owen (1804-1892), naturalista inglés. Fue el primero en diferenciar entre sistemas de órganos análogos y homólogos.

ción de descendencia, sino en la fertilidad de los descendientes. Un ejemplo bien conocido: del cruce entre el caballo y el asno surge la mula, pero estos animales son estériles, lo que demuestra que se trata de dos especies diferentes. En cambio, la producción de innumerables "perros híbridos", todos ellos fértiles, demuestra que todos pertenecen a la misma especie, a pesar de que puedan ser tan diferentes como un San Bernardo de un lulú. Recordemos, por tanto, que *un grupo de plantas o animales cuya constitución —y, en el caso de los animales, también su comportamiento— se corresponda de tal manera que puedan aparearse y producir descendientes forman una especie.*

A partir del caballo de Przewalski, el hombre ha conseguido desarrollar una gran variedad de razas, todas ellas capaces de aparearse entre sí produciendo descendientes fértiles; por tanto, todas pertenecen a la misma especie. Así pues, podemos definir provisionalmente: *las razas son grupos de seres vivos de una misma especie que se diferencian de otros grupos de la misma especie en ciertos caracteres determinados, aunque los miembros de los diferentes grupos pueden aparearse y producir descendientes fértiles.*

El reino animal ha sido dividido en *fílum*, los fílum en *clases*, y las clases en *órdenes*. Así, por ejemplo, el fílum de los vertebrados —animales con columna vertebral— incluye las clases: peces, anfibios, reptiles, pájaros y mamíferos. La clase mamíferos comprende el orden de los artiodáctilos, de los roedores, de los animales carnívoros y algunos otros. El orden se subdivide en *familias*. En el caso de los carnívoros se distinguen las familias de los caninos, de los felinos, etc.

Las familias, a su vez, se componen de *géneros*, y éstos se subdividen en *especies*, que a su vez pueden dividirse en *subespecies*. Para nuestros ejemplos, el caballo y el perro, podemos establecer la clasificación que muestra el cuadro de la página siguiente.



Fílum:	cordados (vertebrados)	
Clase:	mamíferos	
Orden:	perisodáctilos	carnívoros
Familia:	équidos	cánidos
Género:	*Equus* (asnos, cebras, caballos)	*Canis* (lobos, chacales, perros)
Especie:	caballo *(Equus przewalskii)*	lobo *(Canis lupus)*
Subespecie:	caballo doméstico *(Equus przewalskii caballus)*	perro doméstico *(Canis lupus familiaris)*
Razas:	Arabe, Trakehner, de Hannover, belga, etc.	Pastor alemán, Fox-terrier, Dobermann, Teckel, etc.

Fig. 1-3. Clasificación sistemática del caballo y del perro.

La clasificación de las plantas es similar. Lo importante es que cada especie se denomina mediante dos nombres en latín, a los que se suele añadir la abreviatura del nombre de su descubridor. Así, por ejemplo, el nombre científico de la violeta de olor es *Viola odorata L.*, que fue descrita por primera vez por Linné. Este sistema de denominación se llama "nomenclatura binomial", y fue inventada por Linné.

Por lo que hemos dicho hasta ahora, quizás el lector se ha percatado de que las especies no son tan "rígidas" como las consideraron Linné, Ray y otros biólogos de los siglos XVII y XVIII. Las diferencias entre razas pueden llegar a ser muy marcadas. La cuestión, entonces, sería si mediante cruzamientos forzados no se podía llegar en último extremo a traspasar los límites de la especie.

El significado etimológico del término "especie" (del latín *species*) es forma, aspecto. Hasta ahora habíamos podido seguir la pista al actual caballo doméstico basándonos en su aspecto, con la ayuda de las pinturas rupestres, y reconstruir su historia hasta la época del caballo salvaje, casi 30.000 años a. C. Ahora nos preguntamos por los antepasados del caballo salvaje. En adelante nuestra única ayuda serán los restos de huesos encontrados. ¿En-

contraremos restos de los metapodianos de caballos más antiguos? Sin embargo, lo que encontramos ya no son huesos, sino fósiles. ¿Qué son los fósiles? ¿Cómo llegaron a formarse? ¿Qué datos pueden aportarnos?

LAS PETRIFICACIONES NOS PROPORCIONAN INFORMACIÓN

Nos introducimos ahora en lo que constituye el campo de la *paleontología*, literalmente, "estudio de los seres antiguos". El objeto de estudio de esta ciencia son los *fósiles: restos de antiguos seres vivos o de sus huellas.*

¿Cómo se forma un fósil?

Generalmente, lo único que se conserva de los animales son las partes duras del cuerpo: los huesos, las conchas, el caparazón o los dientes. Pero también las partes blandas del cuerpo pueden quedar "registradas". Imaginemos un caso concreto.

¿Qué puede ocurrir con una almeja una vez muerta? Puede que sea arrastrada por la corriente incluso a una gran distancia de su hábitat; en este caso el lugar en donde se encuentre y su hábitat original no se corresponderán. Además, durante el desplazamiento puede deteriorarse o fragmentarse.

Supongamos que no ocurre nada de esto. La almeja está muerta y yace en el fondo del mar. Por reacción con el oxígeno su cuerpo se pudre y se descompone; las bacterias dan enseguida cuenta de las partes blandas. Sin embargo, en un fondo cenagoso en donde falte el oxígeno podrá conservarse más tiempo. Aunque también acabará por descomponerse, existe aquí la posibilidad* de que

* Puesto que en las zonas costeras es más fácil que los organismos muertos queden enterrados por capas de sedimentos, en las antiguas costas de mares y lagos —y también pantanos— es donde pueden encontrarse más fósiles. Los fósiles que se encuentran en sedimentos marinos suelen ser de animales.

antes de que esto ocurra el animal quede completamente cubierto por los sedimentos*. Cuanto más fino sea el grano del sedimento más hermético será el aislamiento y mejor protegido quedará el animal, y, sobre todo, mejor "impresa" quedará la concha en la capa de sedimento que la cubra. Por el peso de las posteriores capas que vayan depositándose, el animal quedará "aprisionado" en el sedimento, que conservará la impresión de la forma de la concha. El destino reservado a este futuro fósil dependerá de otras muchas circunstancias.

1) En general las partes blandas del cuerpo tenderán a descomponerse, quedando como restos sólo las partes duras y calcáreas. Sin embargo, la roca sedimentaria que lo envuelve todavía contiene agua y, con el tiempo, la cal acabará por diluirse. Lo único que quedará será un *molde hueco*. El paleontólogo puede rellenarlo con resina sintética y, una vez roto el "molde", obtendrá una forma con las dimensiones naturales del fósil. De esta forma han llegado a reconstruirse incluso esqueletos completos de saurios. Algunas veces el molde hueco se rellena de forma natural de sales insolubles, que también nos proporcionan una impresión útil.

Se ha descubierto el fósil de una medusa de hace 500 millones de años. ¿Cómo puede ser esto, dado que la medusa es un animal "gelatinoso" que contiene más de un 95 % de agua? Se trata de la impronta dejada por una medusa antes de descomponerse en un sedimento de grano muy fino. Pero en este caso la descomposición no llegó a completarse: ¡en la impresión se conserva todavía una fina película de carbono! De forma similar se han producido impresiones plásticas de hojas, semillas y frutos, que también conservan restos de carbono.

* Materiales sedimentarios: lodo, arena, guijarros.

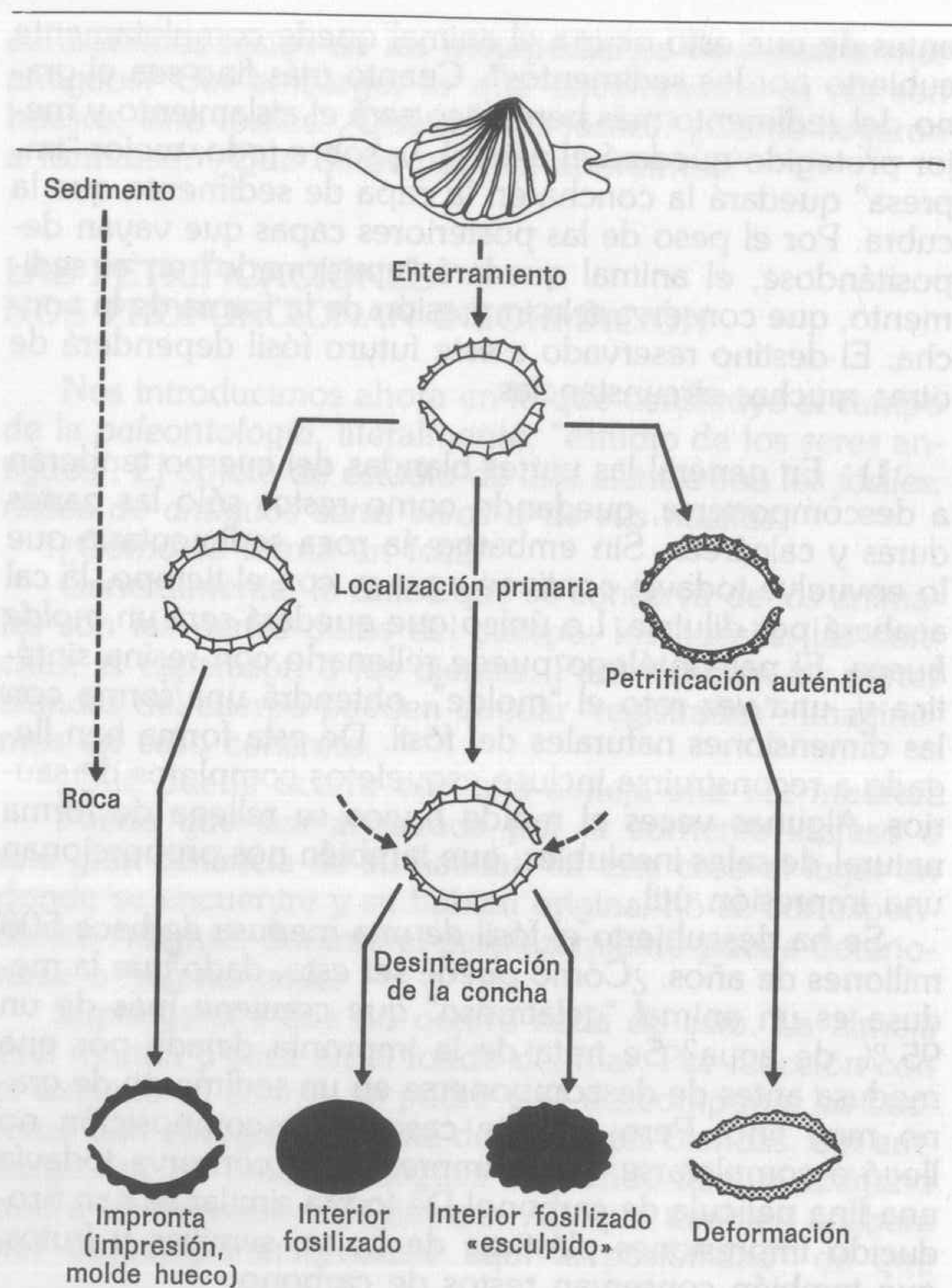


Fig. 1-4. Formación de un fósil al quedar enterrado en los sedimentos. Véanse más explicaciones en el texto.

Cuando la descomposición de los restos de una planta se inicia en presencia de oxígeno, la formación del fósil a que da lugar se conoce como *carbonización*. La turba, el lignito, la hulla y la antracita son diferentes estadios de este proceso. Los restos de árboles fosilizados por carbonización constituyen un impresionante testimonio de la existencia de una exuberante vegetación. Las esporas y los granos de polen resisten intactos los procesos de carbonización. Como microfósiles pueden desempeñar un importante papel en las investigaciones.

2) Otra posibilidad es que, antes de quedar enterrada y descomponerse, la concha de la almeja se llene de alguna materia mineral dura que, hasta cierto punto, reemplazaría al cuerpo blando. En este caso el fósil suele ser una formación pétrea que presenta una buena impresión de la cara interna de la concha en la que a veces es posible incluso reconocer la posición de los músculos. Hasta es posible que toda la almeja sea "reemplazada" por una materia mineral, incluido el cuerpo; el fósil que queda es entonces una "escultura" que refleja también la estructura externa de la concha.

3) Por último, puede desarrollarse también un proceso mediante el cual todo el material orgánico que compone el molusco es disuelto molécula a molécula, ion a ion, a la vez que sustituido por materias minerales* que se hallan disueltas en el agua. Por este procedimiento de sustitución molecular el fósil adquiere la apariencia dura y pétrea que ha dado lugar a la denominación "petrificación". La presión exterior hace que los sedimentos que rodean al fósil se aglutinen, quedando éste "cementado" en la roca.

En Nuevo México, de los estratos de piedra arenisca amarilla surgen troncos de árboles con un grosor de medio metro y varios metros de altura. El paleontólogo ame-

* Ácido silícico, fosforita, dolomita, pirita, limonita.

ricano George G. Simpson* nos cuenta que «la madera de estos árboles parece tan fresca que uno se imagina poder partirla con un hacha. Pero si se intentara, el filo del hacha se estropearía y saltarían chispas, puesto que esta madera se ha convertido en ácido silícico y es tan dura como el cuarzo, al que equivale desde el punto de vista químico».

¿Se trata de verdaderas "petrificaciones"? Los expertos así las denominan, aunque el proceso de formación de estos bosques "petrificados" todavía no haya sido aclarado por completo.

Un proceso de formación de fósiles completamente diferente es la momificación. El caso más conocido es el del hallazgo de los mamuts en Siberia: se han encontrado unos 25 cuerpos de estos animales prehistóricos bastante bien conservados por la influencia de los hielos**. También se han encontrado restos del rinoceronte lanudo, compañero del mamut durante el período glacial.

Los cuerpos de animales pueden momificarse también a causa de una fuerte sequía. La deshidratación hace que los tejidos se encojan, pero el relieve de la piel y la disposición y recorrido de músculos y tendones pueden conservarse perfectamente.

Los "cadáveres conservados" que a menudo se encuentran en los yacimientos de turba y lignito de las zonas pantanosas deben su "buen estado" a la influencia de los ácidos húmicos. En los yacimientos de lignito del Valle de Geisel, en la cuenca del río Saale, en Alemania, se han encontrado y preparado músculos, lipocitos, trozos de intestino, glándulas germinativas, vasos sanguíneos conteniendo glóbulos y otros órganos de animales vertebrados e invertebrados; en el caso de las plantas se ha llegado a encontrar incluso cloroplastos fósiles.

---

* George Gaylord Simpson, nacido en 1902. Catedrático de Paleontología de vertebrados en la Universidad de Columbia (Nueva York).

** Según el método del carbono radiactivo, el ejemplar conservado tenía 39.000 años.

Finalmente, recordaremos la existencia de esos famosos pedazos de ámbar que presentan inclusiones de fósiles, aunque en la mayoría de los casos se trata de insectos.

Una manada de dinosaurios camina sobre un suelo blando y arcilloso y va dejando tras sí las huellas de sus pesados pasos. Estas huellas son cubiertas poco a poco por el polvo —de tipo *loess*— que arrastra el viento. La capa se va haciendo cada vez más espesa y sus partículas se aglutinan y cementan: huellas petrificadas. Millones de años después, un paleontólogo descubre estas huellas fósiles y es capaz de deducir: los dinosaurios adultos marchaban al frente y a los lados, las crías caminaban en el centro. Arrastraban la cola al andar; las huellas de las patas delanteras son más débiles. ¿Qué conclusiones pueden sacarse de estas observaciones? En primer lugar, hay razón para sospechar que esta especie formaba comunidades; también se podrían hacer algunas deducciones acerca del modo de desplazarse y de la posición que adoptaba el cuerpo de estos animales.

«PRIMEROS AUXILIOS» CON GOMA LACA Y YESO

Los primeros hallazgos de fósiles se produjeron por casualidad al dinamitar terrenos rocosos, o en excavaciones y cuevas. Con el tiempo los paleontólogos han aprendido a reconocer las rocas y terrenos ricos en fósiles. De todas formas, aún se siguen produciendo sorpresas.

Vamos a acercarnos a un yacimiento de fósiles. Al realizar las obras preliminares a la construcción de una autopista se hizo una excavación en un campo que resultó estar lleno de fósiles. Cuidadosamente se desentierran las piezas halladas. Mediante fotografías y dibujos se toma la posición de las piezas y la orientación que guardaban unas con otras. Los excavadores rompen la roca que ro-

dea a los fósiles con cincel y martillo, poniendo un gran cuidado para que aquéllos no sufran daños. Después se procede a numerar cada fósil. Algunas piezas están tan deterioradas y son tan quebradizas que es necesario "tratarlas" allí mismo con goma laca u otras sustancias endurecedoras. Luego los fósiles son envueltos con vendas empapadas en escayola y colocadas en cajas que son tapadas completamente con escayola. Embalados de esta forma, los fósiles pueden ser cargados y transportados sin correr ningún peligro hasta el laboratorio.

En el laboratorio es donde se realiza la preparación; este trabajo requiere también conocimientos especiales y una gran habilidad manual. El "preparador" debe conocer sobre todo el proceso de formación del fósil para manipularlo del modo más apropiado.

El fósil y la roca que lo contiene forman en principio una sola masa compacta; el trabajo ha de hacerse, por tanto, con gran esmero. Con ayuda de un fino cincel, el preparador extraerá el fósil de la roca que lo contiene; entonces es cuando empieza verdaderamente la preparación. Con la ayuda del microscopio binocular y de una aguja de acero o un cincel eléctrico irá retirando trocito a trocito los sedimentos que todavía rodean al fósil. En la preparación el experto utilizará también el escalpelo y otros instrumentos parecidos al torno que utiliza el dentista. En caso de duda se harán primero unas radiografías para "ver" en qué estado se encuentra el interior del fósil. Finalmente, con un fino chorro de polvo abrasivo, se trabajará el perfil de las finísimas capas de piel o restos de musculatura. Durante estos procesos de preparación suele ser necesario "endurecer" la pieza varias veces consecutivas.

Cuando se llegan a encontrar todas las piezas del esqueleto de un animal es posible reconstruirlo; una vez montado se expone en un museo. También se pueden hacer réplicas del fósil copiando sus partes y construyendo un modelo de plástico.

DE FILÓFAGO A HERBÍVORO

Hace ya cien años, se descubrieron entre restos fósiles de caballos restos de animales que poseían tres dedos en sus extremidades. Esto viene a recordarnos las conjeturas que hicimos acerca de los metapodianos vestigiales de nuestros caballos actuales (véase pág. 4). El hecho es que en estos fósiles los huesos estaban desarrollados de tal manera que formaban un segundo y un cuarto dedo en las extremidades del caballo. Esto sirve como fundamento a la hipótesis de que los huesos estiliformes de nuestro caballo doméstico corresponden al segundo y cuarto dedo del caballo primitivo. Intentaremos averiguar cómo tuvo lugar este proceso.

En 1870 el científico ruso W. O. Kovalevski* realizó un profundo estudio de los fósiles de caballos, analizando también la dentadura de estos animales. Descubrió que los caballos que poseían tres dedos en sus extremidades tenían piezas dentarias de corona baja. ¿Qué podía significar este hecho? ¿Cómo están formados los molares de los caballos actuales? Los molares presentan una corona alta, sus cúspides están recubiertas de duro esmalte y los espacios entre ellas están completamente rellenos de cemento. Cuando la corona se desgasta a lo largo del tiempo aparecen unas "crestas longitudinales" compuestas de cemento, esmalte y dentina, entre las cuales puden ser trituradas, mediante los movimientos apropiados de masticación, hasta las hierbas más duras.

El caballo primitivo no podría seguir un régimen herbívoro, ya que sus dientes de corona baja sólo servían para masticar hojas jugosas y tal vez frutos. ¡Los caballos

* Kovalevski fue discípulo de Haeckel. Emst Haeckel (1834-1919), catedrático de zoología en Jena. Apasionado defensor de las teorías de Darwin, las aplicó también a la especie humana.

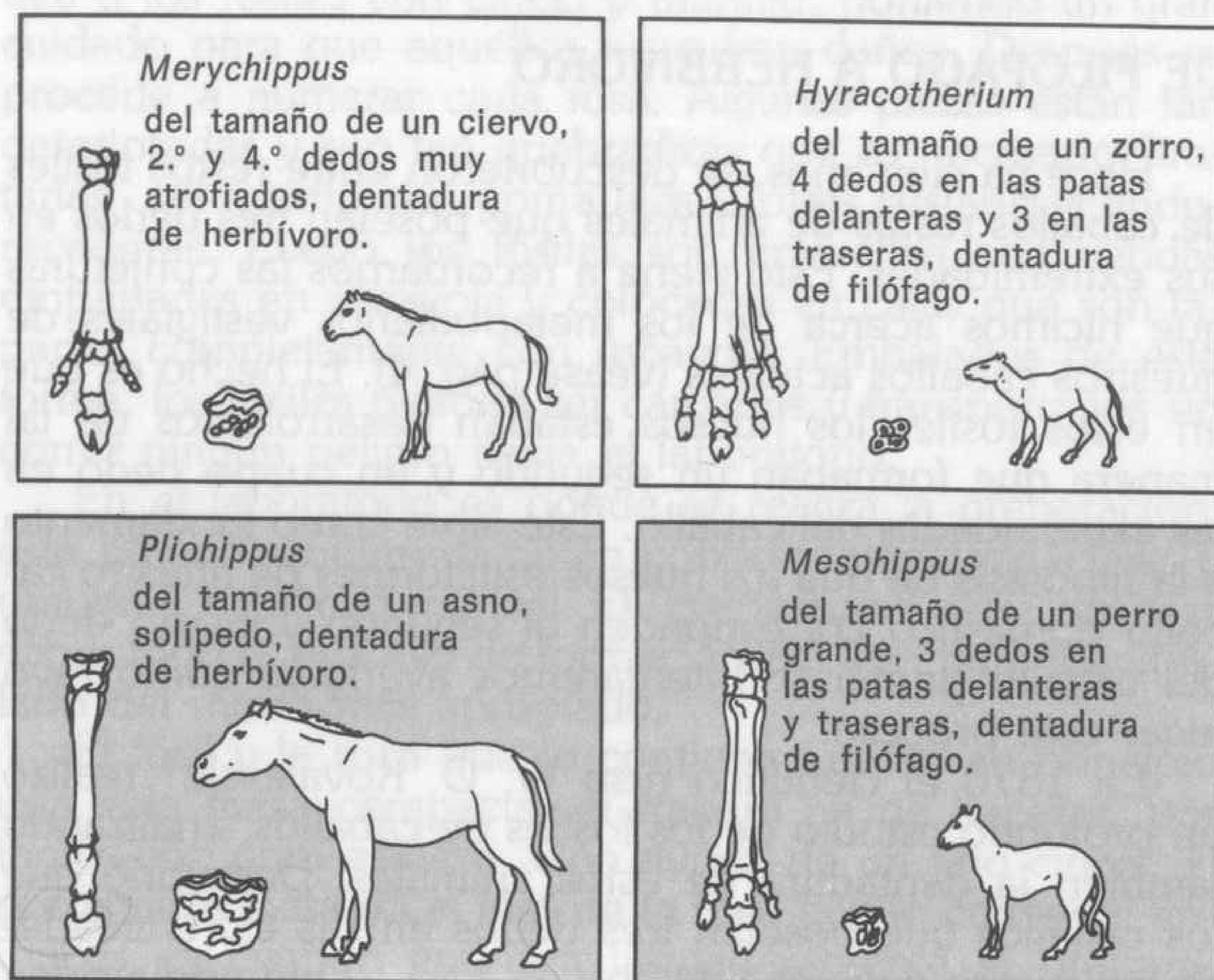


Fig. 1-5. Sistema de clasificación paleontológica aplicado al ejemplo de los fósiles de caballo. Hallazgo y desenterramiento de los fósiles. Análisis de sus caracteres.

de tres dedos eran filófagos*! Además, puesto que tenía sólo el tamaño de un fox-terrier, Kovalevski se preguntó si este animal no habría sido un habitante de los bosques o selvas primitivos, que gracias a sus reducidas dimensiones podía correr y desenvolverse hábilmente por la floresta.

Cuando al cabo de poco tiempo se descubrió un esqueleto de caballo con cuatro dedos en sus extremidades,

* *Filófagos:* animales que se alimentan de una dieta verde blanda, del griego *filo*, hoja, y *fago*, comer.

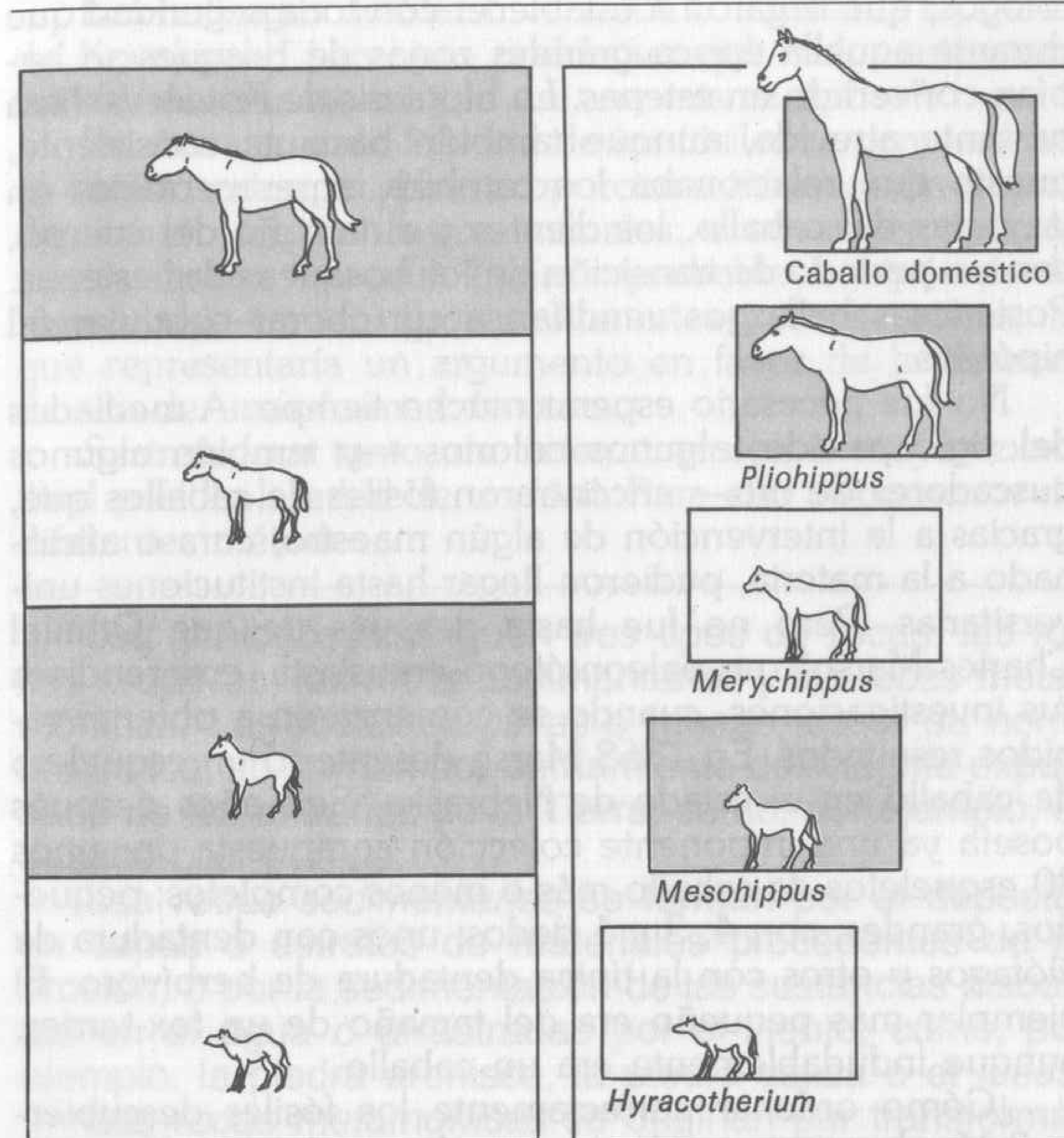


Fig. 1-6. Clasificación por grupos de caracteres (véase fig. 1-5).

Fig. 1-7. Consideración de la edad de los fósiles (véanse figs. 1-5 y 1-6).

Kovalevski elaboró la siguiente hipótesis: «Los antecesores de los caballos tenían extremidades con cinco dedos y eran filófagos. Entre sus descendientes surgieron individuos con sólo tres dedos y, finalmente, con un solo dedo; estos últimos eran ya herbívoros.» Esta hipótesis se vio apoyada por los resultados obtenidos por algunos paleon-

tólogos, que llegaron a establecer con toda seguridad que durante aquella época grandes zonas de bosques se habían convertido en estepas. La hipótesis de Kovalevski era bastante atrevida, aunque también bastante consistente, puesto que relacionaba los cambios experimentados en las patas del caballo, los dientes y el tamaño del cuerpo, con un período de transición de los bosques a las estepas. Posteriores hallazgos vendrían a corroborar o refutar tal hipótesis.

No fue necesario esperar mucho tiempo. A mediados del siglo pasado, algunos colonos —y también algunos buscadores de oro— encontraron fósiles de caballos que, gracias a la intervención de algún maestro, cura o aficionado a la materia, pudieron llegar hasta instituciones universitarias. Pero no fue hasta después de que Othniel Charles Marsh*, un paleontólogo entusiasta, emprendiera sus investigaciones, cuando se comenzaron a obtener rápidos resultados. En 1868 Marsh desenterró un esqueleto de caballo en el estado de Nebraska. Seis años después poseía ya una imponente colección compuesta por unos 30 esqueletos de caballo más o menos completos: pequeños, grandes, con 4, 3 y 1 dedos; unos con dentadura de filófagos y otros con la típica dentadura de herbívoro. El ejemplar más pequeño era del tamaño de un fox-terrier, aunque indudablemente era un caballo.

¿Cómo ordenar correctamente los fósiles descubiertos? Marsh pronto se dio cuenta de que los caballos más pequeños eran los que presentaban 3 ó 4 dedos en las patas, además de tener dentadura de filófagos. En cambio, los caballos más grandes eran solípedos y tenían dentadura de herbívoro. Entre estos dos extremos había varias formas intermedias. Marsh decidió ordenar y clasificar los fósiles rigiéndose por estos conjuntos de caracteres.

* Othniel Charles Marsh (1831-1899), paleontólogo americano del que volveremos a hablar más detenidamente en la pág. 32.

Los hallazgos de Marsh venían a confirmar la hipótesis de Kovalevski; pero ¿no podría ser que todos estos animales hubieran coexistido en una misma época?

Es ahora cuando la edad de los fósiles se convierte en el criterio principal. Nos proporciona información acerca de cuándo vivieron estos animales: si coexistieron en la misma época —lo que haría improbable la hipótesis de Kovalevski— o en épocas diferentes y consecutivas, lo que representaría un argumento en favor de la descendencia de unas formas de otras.

Se trata, por tanto, de determinar con la mayor exactitud posible la edad de un fósil. Para ello disponemos de diferentes métodos.

Los geólogos distinguen tres tipos de rocas: las rocas eruptivas, las rocas sedimentarias y las rocas metamórficas. Las *rocas eruptivas* o ígneas, como su nombre indica, se forman por enfriamiento del magma expulsado de las entrañas de la Tierra, como, por ejemplo, el basalto o el pórfido.

Las *rocas sedimentarias* se forman por el depósito en capas o estratos de materiales procedentes de la erosión, o por la sedimentación de las sustancias disueltas en el agua o arrastradas por el viento, como, por ejemplo, la piedra arenisca, la piedra caliza o el *loess*.

Las *rocas metamórficas* se originan por transformación de las rocas eruptivas o sedimentarias a causa de la presión o la temperatura, como, por ejemplo, el mármol, que se forma a partir de la piedra caliza.

¿CUÁNTOS AÑOS TIENE UN FÓSIL?

Cuando se produce un corrimiento de tierras en una zona montañosa, es posible distinguir fácilmente los estratos que forman las rocas.

Los paleontólogos parten del hecho de que las rocas sedimentarias se forman originalmente en capas horizontales, lo que significa que la capa —o estrato— más baja es más antigua que las superiores. Niels Stensen*, médico y geólogo sueco, ya había observado este fenómeno en 1669, y lo expresó en su "principio de estratificación": «En una formación natural que no haya sufrido perturbaciones podemos observar la situación de los diferentes estratos rocosos en el mismo orden en que hayan ido formándose a lo largo del tiempo.» Así pues, la sucesión de capas o estratos refleja el paso del tiempo en la Tierra. Puesto que las diferentes formaciones rocosas corresponden a diferentes períodos de tiempo, el geólogo denomina los diversos estadios de desarrollo de la Tierra con nombres derivados de las formaciones que en ellos se produjeron. Así, por ejemplo, habla de algo que ocurrió en el jurásico (hace unos 160 millones de años) o en el cámbrico (hace unos 550 millones de años) (véase el recuadro de la pág. 31).

Frecuentemente resulta muy difícil clasificar las estratificaciones (series estratigráficas) de diferentes lugares, sobre todo si se han producido desprendimientos o alteraciones geológicas. A veces la relación se establece por simple comparación de las series estratigráficas; otras veces es necesario estudiar las peculiaridades de cada capa, las formaciones de cristales, etc. Por otra parte, se ha comprobado que en los estratos de determinada antigüedad suelen encontrarse determinados tipos de fósiles, los *fósiles característicos* o *fósiles guía***, que facilitan la clasificación. Las conchas y caparazones de los moluscos, caracoles, ammonites y belemnites*** son los fósiles que mejor se prestan a este tipo de identificación.

* Niels Stensen (1638-1686), llamado también "Steno". Naturalista danés especializado en anatomía y geología.
** Fósiles característicos de diferentes épocas geológicas que ayudan a determinar la edad geológica relativa de un estrato determinado.
*** Las partes duras de ciertos cefalópodos. Suele utilizarse esta denominación para designar también al animal vivo. Véanse las láminas 1-8 y 1-9.

Este método geológico-paleontológico que utiliza la estratificación de las rocas como crónica de la historia de la Tierra es lo que denominamos *estratigrafía*. Sin embargo, tan sólo permite establecer la edad geológica relativa de ciertas rocas o fósiles. El paleontólogo puede saber "más o menos" que algo proviene de un período determinado, por ejemplo, de "hace unos 70 millones de años"; pero no puede indicar la edad absoluta. De esto se encarga la *cronometría*, ciencia que emplea métodos físicos y químicos. Uno de los métodos más importantes es el del "reloj geológico" del carbono radiactivo (*C).

EL CARBONO RADIACTIVO: UN "RELOJ GEOLÓGICO"

El investigador americano Willard Frank Libby* descubrió en 1947 que una pequeña parte del carbono contenido en la atmósfera —en el dióxido de carbono, CO_2— es radiactivo (*C). Por desintegración, estos átomos *C se convierten en átomos C normales. El $^*CO_2$ es absorbido por las plantas, que lo emplean en la fotosíntesis como el CO_2 normal, y también es asimilado por los animales en su alimentación. Todos los organismos vivos mantienen constante la proporción de *C, puesto que el *C que se desintegra es reemplazado por el que vuelve a absorberse en la fotosíntesis o en la alimentación.

Sin embargo, al morir el organismo nuestro "reloj geológico" se pone en marcha: los átomos *C dejan de ser asimilados y los que quedan comienzan a desintegrarse. Al cabo de 5.730 años habrá desaparecido la mitad de los átomos *C del organismo; al cabo de otros 5.730 años se habrán desintegrado la mitad de los restantes, y así suce-

* Willard Frank Libby, químico americano nacido en 1908. Obtuvo el Premio Nobel en 1960.

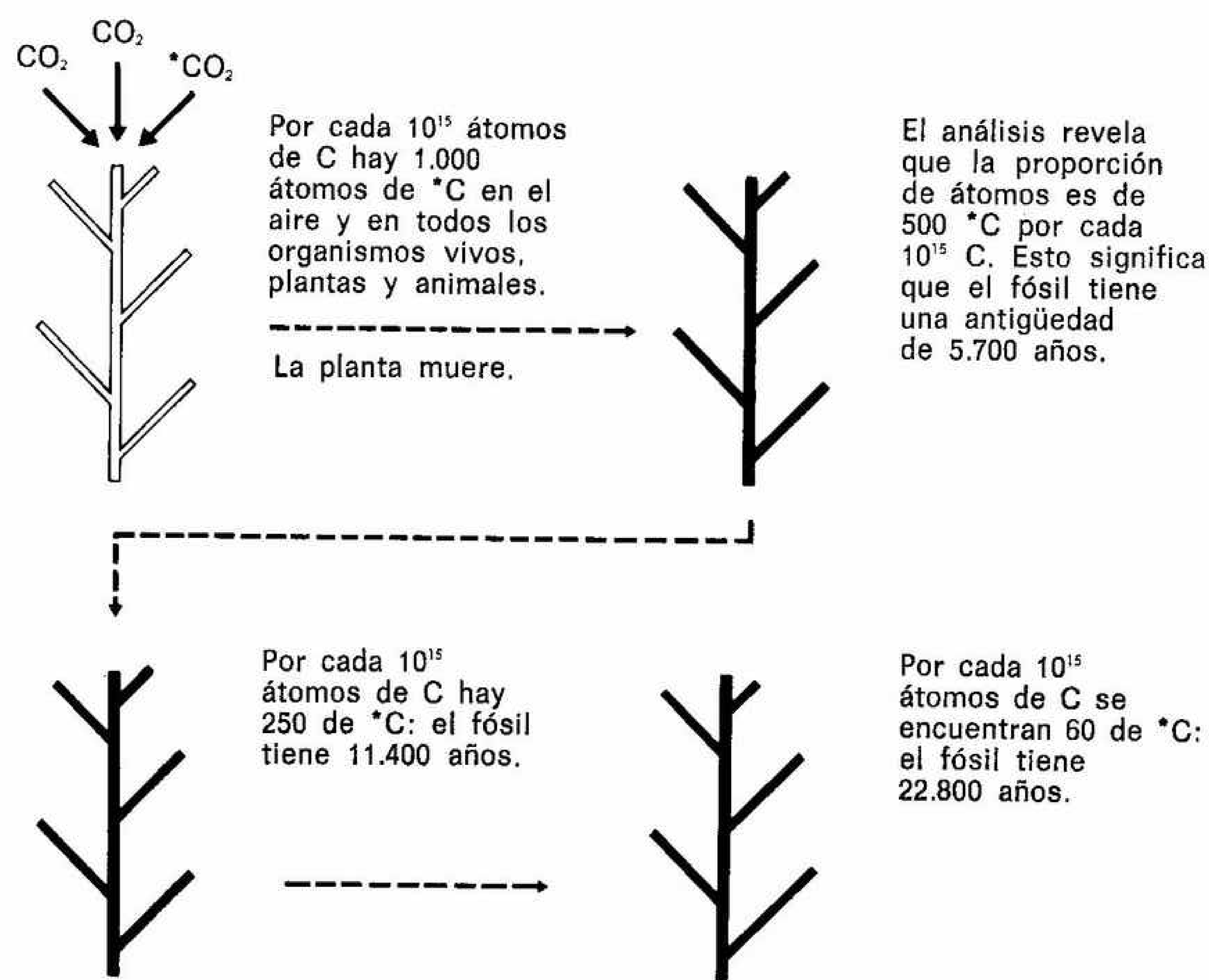


Fig. 1-8. El reloj de carbono radiactivo. Véanse explicaciones en el texto.

sivamente. A este espacio de tiempo se le llama *período de semidesintegración* del *C.

Si podemos establecer que un fósil sólo contiene la cuarta parte de los átomos *C que contenía inicialmente, sabremos automáticamente que su edad es de 2 × 5.730 años = 11.460 años. Si contiene sólo 1/16 de la cantidad original, la edad sería de 22.920 años. Cuando la radiactividad haya descendido por debajo del 1 % del valor inicial —lo que correspondería a una edad superior a 50.000 años— el margen de error de la medición es demasiado grande para poder establecer una valoración fiable. Por tanto, nuestro "reloj" de carbono sólo alcanza hasta unos 50.000 años hacia el pasado.

Sin embargo, y basándose en un principio parecido, pueden emplearse otros átomos para datar fósiles más antiguos. Estos átomos tienen un período de semidesintegración de ¡10^9 y 10^{10} años! Dentro de este tipo de métodos

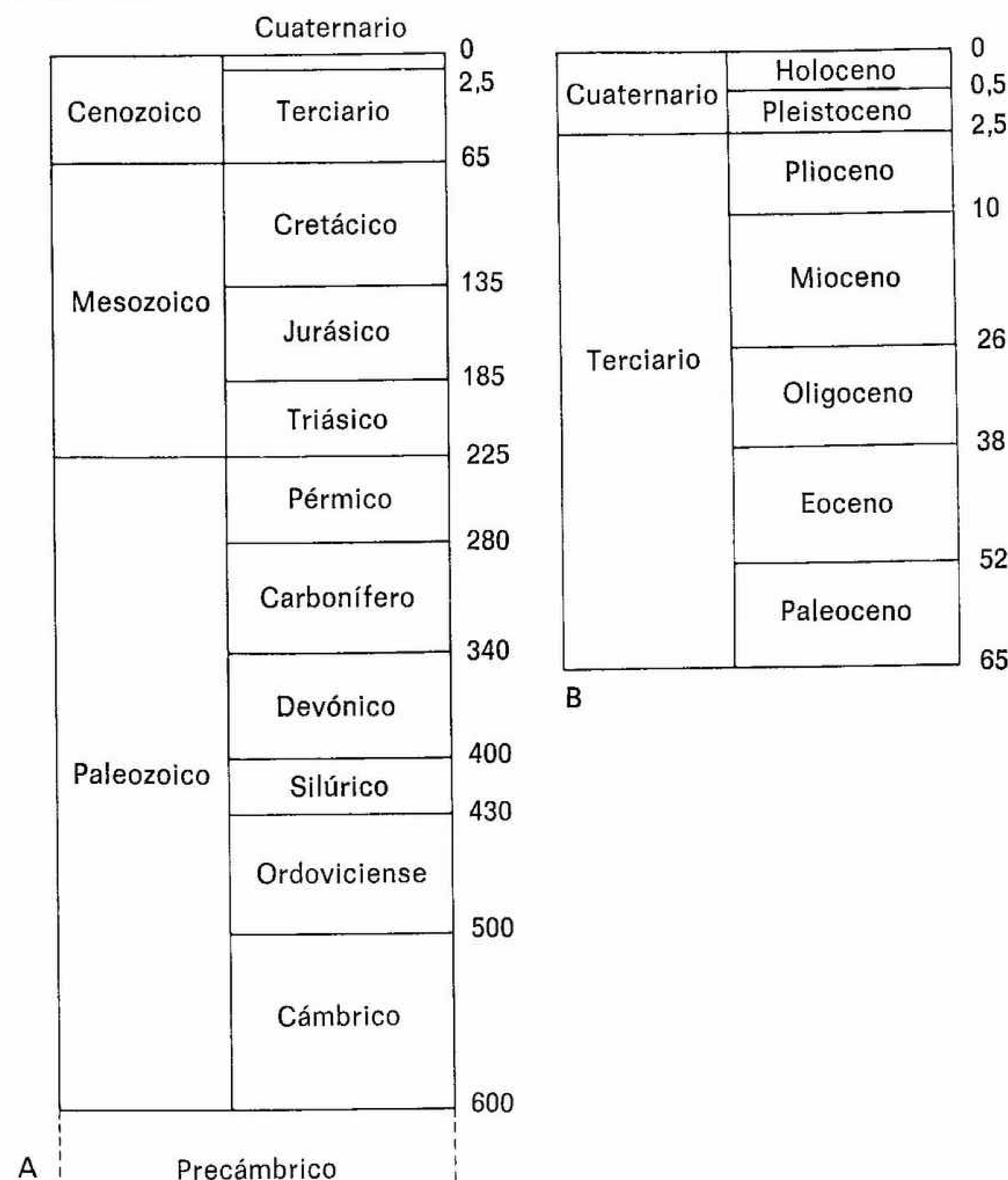


Fig. 1-9. A) Tabla de los períodos geológicos de la Tierra. B) División de la era cenozoica. Las cifras equivalen a millones de años.

tiene especial importancia el "método del potasio-argón", que puede ser aplicado a rocas eruptivas. Por tanto, disponemos de métodos que nos permiten determinar la edad absoluta desde hace millones de años hasta nuestros días. Con la ayuda de los tiempos absolutos obtenidos por estos métodos podemos calibrar nuestra cronología relativa de la historia de la Tierra. El resultado ha sido esquematizado en la figura 1-9. Los datos que corresponden al cenozoico son tan precisos que esta era puede ser subdividida con exactitud en varias épocas. La subdivisión aparece también en la figura 1-9.

Con los conocimientos de que se disponía en 1870*, Marsh intentó ordenar cronológicamente sus fósiles, llegando a la conclusión de que la existencia de varios dedos, la dentadura de filófago y el reducido tamaño del cuerpo eran caracteres primitivos de los antiguos caballos. El caballo con un solo dedo se produjo mucho después, cuando estos animales ya tenían dentadura de herbívoros. Por lo general, cuanto más recientes eran los fósiles mayor era su tamaño. Todo esto apoyaba, sin duda, la teoría de un desarrollo progresivo y de una descendencia lineal propuesta por Kovalevski.

El método científico que condujo a estas conclusiones tiene tanta importancia para la teoría de la descendencia que nos detendremos a exponerlo resumidamente:

- Los fósiles pertenecientes a un grupo determinado de seres vivos se clasifican en un orden sistemático que tenga en cuenta la mayor cantidad de caracteres posible (véase "homología" en pág. 41 y fig. 1-5). De este modo obtenemos una "ordenación sistemáticamente natural".

* Tuvo que basarse en estimaciones más o menos acertadas de los diversos períodos geológicos de la Tierra.

- La determinación de la antigüedad de los fósiles permite establecer la sucesión en el tiempo —o la contemporaneidad— en la que vivieron estos organismos (véase fig. 1-6).
- Las correspondencias existentes entre la ordenación temporal y la ordenación sistemática permiten que las similaridades de los fósiles sean interpretadas como una indicación de parentesco, en el sentido de descendencia (véase fig. 1-7).

¿DE QUÉ PARTE DEL MUNDO PROCEDEN LOS CABALLOS?

Kovalevski había centrado sus estudios en los antiguos caballos europeos; sus conclusiones parecían sugerir —a no ser que se considere la existencia de grandes lagunas paleontológicas— que el desarrollo del caballo se había producido a grandes saltos evolutivos. Sin embargo, en Norteamérica, Marsh había conseguido reunir toda una colección de fósiles que mostraba una línea evolutiva casi continua. Entonces ¿dónde apareció por primera vez el caballo, en América, en Europa, o acaso se había producido y desarrollado en ambos sitios?

Al ampliarse el registro fósil con nuevos hallazgos se pudo aclarar esta cuestión. Consideremos un momento la figura 1-10, que resume nuestros actuales conocimientos sobre el proceso evolutivo del caballo. Los primitivos "protoungulados"* del tamaño de un gato, eran habitantes de los bosques, tenían cinco dedos en cada pata y se alimentaban de hojas y frutos. De estos ungulados primitivos surgieron los *Hyracotherium***, con los que iniciamos nuestro gráfico. Este caballito "liliputiense" apareció

* Entre los que se encuentran los *Condylarthra* y otros grupos.
** Literalmente "animal parecido al conejo". También se le denomina *Eohippus*.

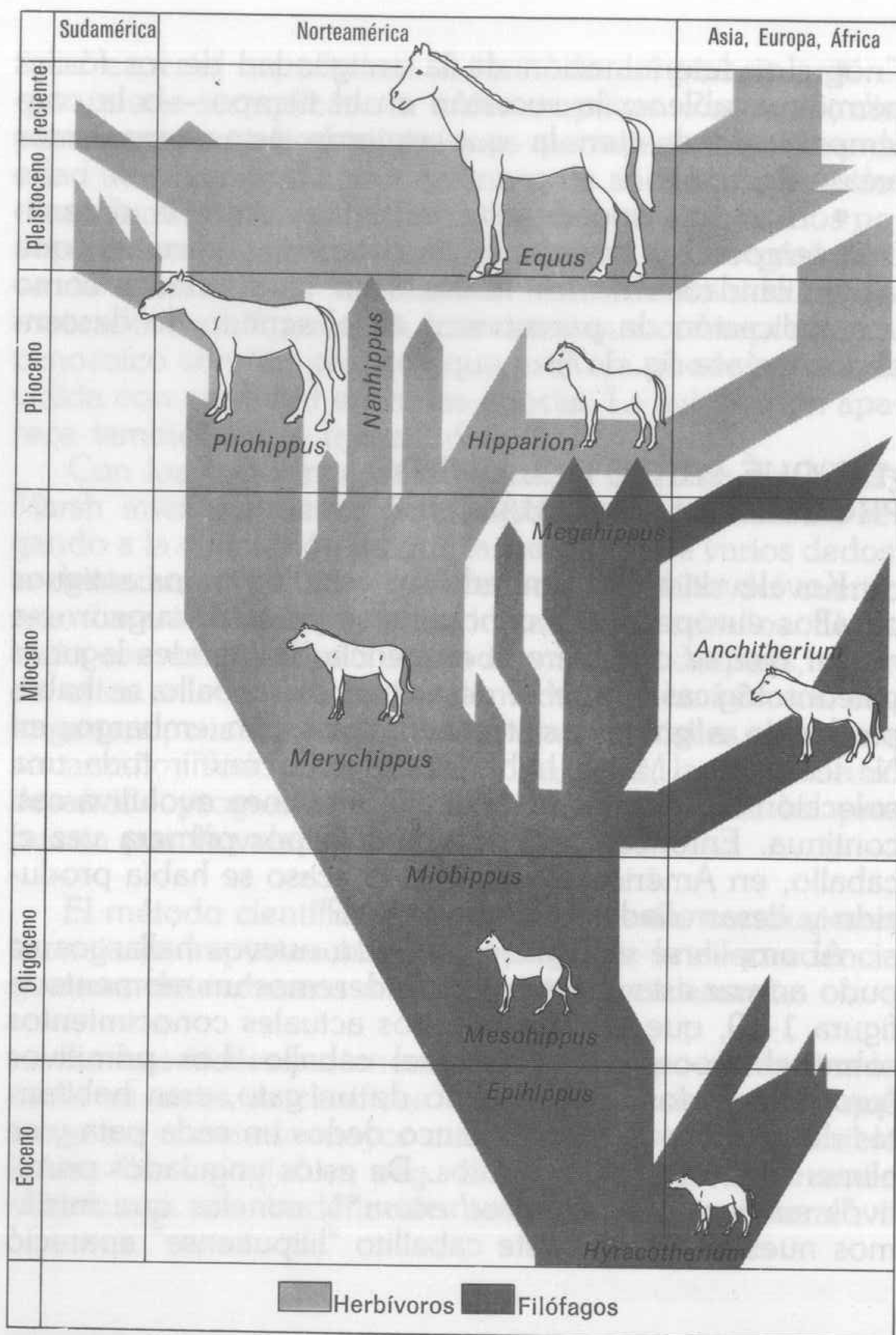


Fig. 1-10. Árbol genealógico del caballo.

en América del Norte y en Europa a principios del eoceno. Tenía cuatro dedos en las patas delanteras y tres en las traseras, y cada dedo terminaba en una pequeña pezuña. Sus piezas dentarias eran de forma triangular y de corona baja; sus movimientos masticatorios eran de "machacación", lo que le permitía alimentarse de hojas jugosas y frutos. La cantidad de fósiles encontrados demuestra que el *Hyracotherium* era un animal bastante frecuente y apto para la vida en los bosques primitivos.

También los caballos primitivos que vivieron poco después —*Orohippus* y *Epihippus*— eran de pequeño tamaño. Sus dimensiones se aproximaban a las de un perro raposero (o fox-terrier) y tenían tres dedos en las extremidades. Más tarde, hace aproximadamente unos 30 ó 35 millones de años, el caballo alcanzó el tamaño de una oveja con el *Mesohippus*. Se apoyaba tan sólo en el dedo medio, que se había desarrollado desproporcionadamente. Sus tres dientes premolares se habían molarizado y alargado, de forma que ahora disponían de una superficie masticatoria con seis molares a cada lado. Esta característica aparece desde entonces en todos los caballos.

Hasta ahora este desarrollo había tenido lugar en Norteamérica. Sin embargo, con el *Anchitherium* se produce una ramificación o línea lateral de desarrollo que emigró hacia Asia y Europa, en donde, al no poder seguir manteniendo su dieta filófaga, fue decayendo y llegó a extinguirse en el mioceno. El gráfico nos muestra que se produjeron varias líneas divergentes —o "laterales"— de desarrollo, y que la mayoría de los caballos pertenecientes a estas ramas emigraron hacia el viejo mundo, aunque no lograron adaptarse y se extinguieron.

EL *NEW LOOK* DEL CABALLO

En cambio, el *Merychippus*, contemporáneo americano del *Anchitherium*, consiguió adaptarse bastante bien al

nuevo medio. Actualmente ya hemos descubierto por qué: este caballo poseía unos molares bien desarrollados, con una gran superficie y con coronas altas, cuyas crestas les permitían triturar las hierbas de las estepas, duras y con un alto contenido de ácido silícico. Fue precisamente en esta época cuando se produjo una gran expansión de las llanuras esteparias, de lo que se deduce que los caballos fueron capaces de superar una transición de la vida en los bosques a la vida en las estepas, pasando de una dieta de filófagos (verde y blanda) a una dieta de herbívoros.

Esta deducción puede apoyarse no sólo en el desarrollo de la dentadura, sino también en la evolución de las patas de los caballos. El *Merychippus* seguía teniendo tres dedos en cada pata, pero sólo el dedo central —mucho más fuerte y desarrollado que los otros dos— estaba dotado de pesuño. Además, por los fósiles podemos apreciar que las articulaciones de sus pies estaban provistas de fuertes tendones, constituyendo un eficaz mecanismo de salto que sigue siendo característico de nuestros caballos actuales: cuando el *Merychippus* apoyaba sus patas al trotar, el dedo central se veía sometido a una fuerte distensión, lo que obligaba a los tendones a estirarse. Después, al inclinarse el cuerpo hacia delante, los pies vuelven a adoptar la postura necesaria para efectuar un nuevo salto, y los tendones vuelven a contraerse. Cuanto más fuerte sea el "aterrizaje", más impulso llevará el "despegue".

Este mecanismo de salto ha sido conservado por todos los demás caballos. ¿Por qué es tan importante?

Los primeros caballos alcanzaban una estatura de 40 cm; la altura de los caballos actuales llega hasta 1,60 metros. Esta cuadruplicación de la estatura supone un aumento de $4^3 = 64$ veces el volumen del cuerpo, y, por tanto, el peso aumenta también 64 veces. La fuerza de los músculos y tendones depende de su diámetro, que ha llegado a multiplicarse por dieciséis (4^2). Por tanto ¡64 veces el peso original ha de ser movido por 16 veces la fuerza muscular! La "invención" del mecanismo de salto fue un

factor preliminar importante para que el caballo pudiera aumentar en tamaño sin perder en rapidez. La prolongación gradual de sus patas también ha influido en este proceso, puesto que cuanto más largas fueran, mayores podrían ser los saltos. Esta tendencia es lo que llevó al caballo a "andar de puntillas".

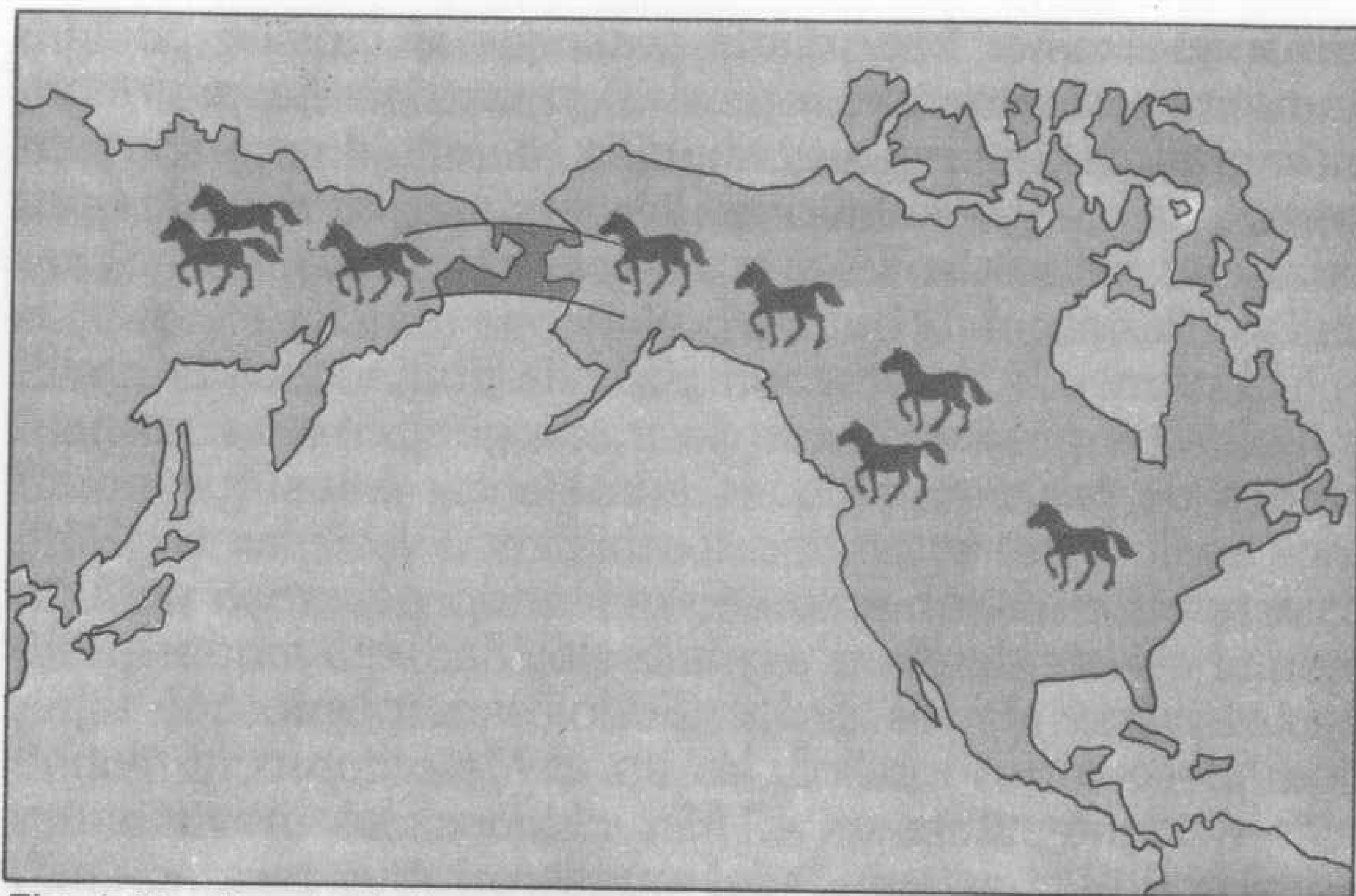
El primer *Hyracotherium* todavía podía efectuar movimientos de pronación (es decir, de giro) con las articulaciones de las extremidades, semejantes a los que podemos realizar nosotros con los brazos o las piernas. Pero este tipo de movimiento es demasiado peligroso para un animal que se desplaza a gran velocidad apoyándose sólo en las puntas de los dedos. Todos sabemos lo que significa "torcerse un tobillo". Ya en el *Mesohippus*, y mucho más evidentemente en el *Merychippus*, los movimientos de giro de las extremidades quedaron muy restringidos*. Las articulaciones que se formaron permitían únicamente un movimiento pendular de las patas en la misma dirección de la marcha.

Tales transformaciones están estrechamente vinculadas con la transición de la vida en el bosque a la vida en las estepas, cambio que —como ya hemos indicado— se produjo durante la época del *Merychippus*. Dotado de unas patas ágiles y veloces, y provisto de una fuerte dentadura trituradora, el caballo consiguió adaptarse a la vida en las áridas estepas. Sus antiguos dedos —que le habían servido para guardar el equilibrio sobre los suelos blandos de los bosques primitivos— se transformaron en una única fuerte pezuña, que contribuyó a hacer posible la estrategia de huida de los animales de la estepa.

A partir del *Merychippus* se desarrolló el *Hipparion*, que, a través del puente de tierra que entonces existía en-

---

* Por fusión y reducción de los huesos del antebrazo (cúbito y radio) y de la pierna (tibia y peroné).


Fig. 1-11. Puente de tierra entre Alaska y Siberia.

tre Alaska y Siberia, emigró a Asia y Europa, donde finalmente se extinguió.

En cambio, el *Pliohippus* americano tuvo mejor suerte: el primer auténtico solípedo (con un solo dedo). De este caballo, que tenía ya el tamaño de un asno y era herbívoro, desciende nuestro *Equus* o caballo doméstico. También el *Equus* emigró al antiguo continente. En cambio, sus congéneres que quedaron allí terminaron por extinguirse por completo. ¡A partir de entonces ya no hubo más caballos en América!

Pero sí en Asia y Europa, donde parece que les fue bastante bien, puesto que siguieron desarrollándose progresivamente. Los hombres de la Edad de Piedra los "inmortalizaron" en las pinturas de sus cuevas. Uno de sus últimos descendientes, el caballo de Przewalski, ha sido contemporáneo nuestro. En el año 1519 el caballo fue llevado de nuevo al continente americano, su antigua patria,

por los colonos blancos. Los mustangs son descendientes de estos caballos, que volvieron a recuperar su naturaleza salvaje.

Considerando retrospectivamente el desarrollo filogénico* de la familia de los caballos podemos realizar una serie de importantes observaciones. Partiendo del caballo actual podría parecer que su filogenia hubiera sido lineal**. Sin embargo, el gráfico nos muestra que esto es falso, como prueban las distintas ramificaciones o líneas laterales de desarrollo. Las ramificaciones son tan numerosas que actualmente se prefiere hablar de "un arbusto genealógico" que de un árbol genealógico.

Si observamos atentamente las épocas que indica la figura 1-10, podemos ver que el desarrollo filogénico del caballo no se ha producido de forma regular. En el primer tercio de su proceso evolutivo no se observa ningún aumento considerable de su tamaño. Sin embargo, poco después la tendencia a aumentar de tamaño se hace evidente; aunque de modo irregular, puesto que se produce a ritmos diferentes en las distintas ramas. En algunas ramas incluso puede observarse cómo el tamaño volvió a disminuir con el tiempo (como ocurre en el caso del *Nanhippus*). En un principio la familia de los caballos tenía tres dedos en las patas traseras y cuatro en las delanteras, y en estas condiciones se mantuvo durante un período que duró entre 15 y 20 millones de años. Entonces, con relativa rapidez se produjo una reducción de los dedos de las manos a tres. La mayoría de los caballos descendientes conservaron esta característica hasta su extinción; la única excepción fue el caballo que con el tiempo daría lugar al actual équido.

* La historia evolutiva o ascendencia de los organismos se denomina filogénesis. En cambio, el desarrollo que experimenta un individuo desde la fecundación del óvulo hasta su muerte se denomina *ontogenia*.

** Cuando el especialista considera que existe —al menos a primera vista— una línea filogénica directa, como la que muestran determinadas series de fósiles, habla de *ortogénesis*.

LA SEMEJANZA ¿SUPONE PARENTESCO?

Todos sabemos que el topo es un excelente e incansable "zapador". Sus patas delanteras, en forma de pala, son unas eficaces herramientas para cavar.

Un modo de vida similar desarrolla el alacrán cebollero (o grillo-topo), insecto de unos 4 ó 5 centímetros de largo. Con sus fuertes patas delanteras se dedica a excavar galerías subterráneas en busca de larvas y gusanos.

A pesar de que estos dos animales no tienen ningún grado de parentesco, sus patas "cavadoras" tienen un aspecto muy similar. Sin embargo, estos órganos están basados en planes estructurales completamente diferentes: en el primer caso encontramos la estructura interna ósea de un vertebrado; en el segundo, la estructura externa de quitina de un invertebrado. La semejanza del modo de vida de ambos animales es la causa de que sus extremidades delanteras tengan la misma función y, por tanto, también una configuración parecida. En estos casos se habla de *convergencia adaptativa* o analogía, es decir, de *la semejanza de ciertos órganos debido a que desempeñan una misma función, aunque su origen sea completamente diferente y no respondan al mismo plan estructural.* Por ejemplo, las alas de insectos y aves constituyen un caso extremo de órganos análogos.

La mera semejanza o parecido entre diferentes especies o entre los órganos de ciertos animales no implica la existencia de parentesco.

Consideremos ahora las extremidades delanteras de algunos mamíferos actuales, incluyendo las del caballo y las del hombre. Todos ellos presentan marcadas diferencias, puesto que sus funciones son diferentes: el lobo las utiliza para perseguir a sus presas; el león para acercarse sigilosamente; el caballo escapa al galope de sus perseguidores; el murciélago caza insectos en su vuelo; el topo excava galerías subterráneas; la vaca marina nada entre los bosques de algas; y el hombre toca el violín, se cose un botón o escribe una carta.

Las extremidades delanteras se han desarrollado de acuerdo con las funciones que desempeñan en cada caso: en forma de pata que permita una rápida locomoción; en forma de pala o "zapa" para excavar, en forma de ala o aleta con línea hidrodinámica, o, en nuestro caso, en forma de mano capaz de desempeñar múltiples funciones. ¡Qué diferentes! Y sin embargo, observando su "plan estructural" no resulta difícil establecer una correspondencia anatómica. ¿Cómo podemos explicar este fenómeno?

Si partimos de la hipótesis de que todas las especies fueron creadas independientemente unas de otras, las notables correspondencias que pueden observarse nos resultarían bastante enigmáticas y sorprendentes.

Pero, puesto que observamos claramente que todas estas extremidades delanteras parecen seguir un mismo plan estructural, parece bastante plausible que las correspondencias indiquen la existencia de cierto parentesco entre todos estos animales.

Basándose en esta interpretación, la correspondencia existente entre las extremidades delanteras, y también entre otros órganos, se denomina "similaridad de parentesco" u *homología**. Debido a que tienen funciones distintas, las estructuras pueden llegar a presentar bastantes diferencias, sin que por ello deje de existir la homología. El plan estructural que constituye la base común de las diferentes formaciones se interpreta como consecuencia de un mismo origen y de un desarrollo filogénico común, al menos durante cierto período de tiempo. En este sentido la homología es un argumento importante en favor de la teoría del parentesco entre especies y, por tanto, de la teoría de la descendencia.

* No nos detendremos a enumerar aquí los criterios que se emplean para determinar la existencia de homología.

PARENTESCO DE LOS VERTEBRADOS

En la figura 1-12 se muestran, entre otros, los huesos de las extremidades delanteras de un pterosaurio (saurio volador del jurásico y cretácico), de un ictiosaurio (pez-saurio del jurásico) y de un anfibio primitivo. Puede apreciarse fácilmente que existe una homología entre estos animales, lo que demuestra que existe cierto parentesco entre ellos. Pero ¿qué sabemos de su origen?

Si tomamos los fósiles más antiguos de peces, anfibios, reptiles y aves, y hallamos su edad geológica, haremos un importante descubrimiento: en el período ordoviciense (hace 450 millones de años) ya existían los peces, pero no los anfibios, los reptiles o los mamíferos. Fue en el devónico (hace 290 millones de años) cuando empezaron a aparecer los anfibios. En aquella época todavía no existía ni una sola ave o mamífero sobre la Tierra. Ambas formas aparecen en el mesozoico: los mamíferos hace unos 180 millones de años, a finales del triásico, y las aves hace 130 millones de años, en el jurásico. ¿Cómo podríamos interpretar estos datos? Una vez más, la teoría de la descendencia nos da la explicación de este fenómeno.

La hipótesis de que las nuevas formas de animales surgieron a partir de otros seres vivos ya existentes, por alteración de determinadas características, concuerda con los resultados obtenidos en el estudio de los fósiles. Sin embargo, no parece probable que las aves se hayan desarrollado a partir de los mamíferos; es difícil imaginar que estos últimos perdieran de nuevo su capacidad de parir y amamantar a sus crías para convertirse otra vez en ovíparos. Por otra parte, los fósiles nos demuestran que los antiguos reptiles eran ovíparos como las aves.

Podemos, por consiguiente, considerar la posibilidad de que tanto las aves como los mamíferos desciendan de los reptiles.

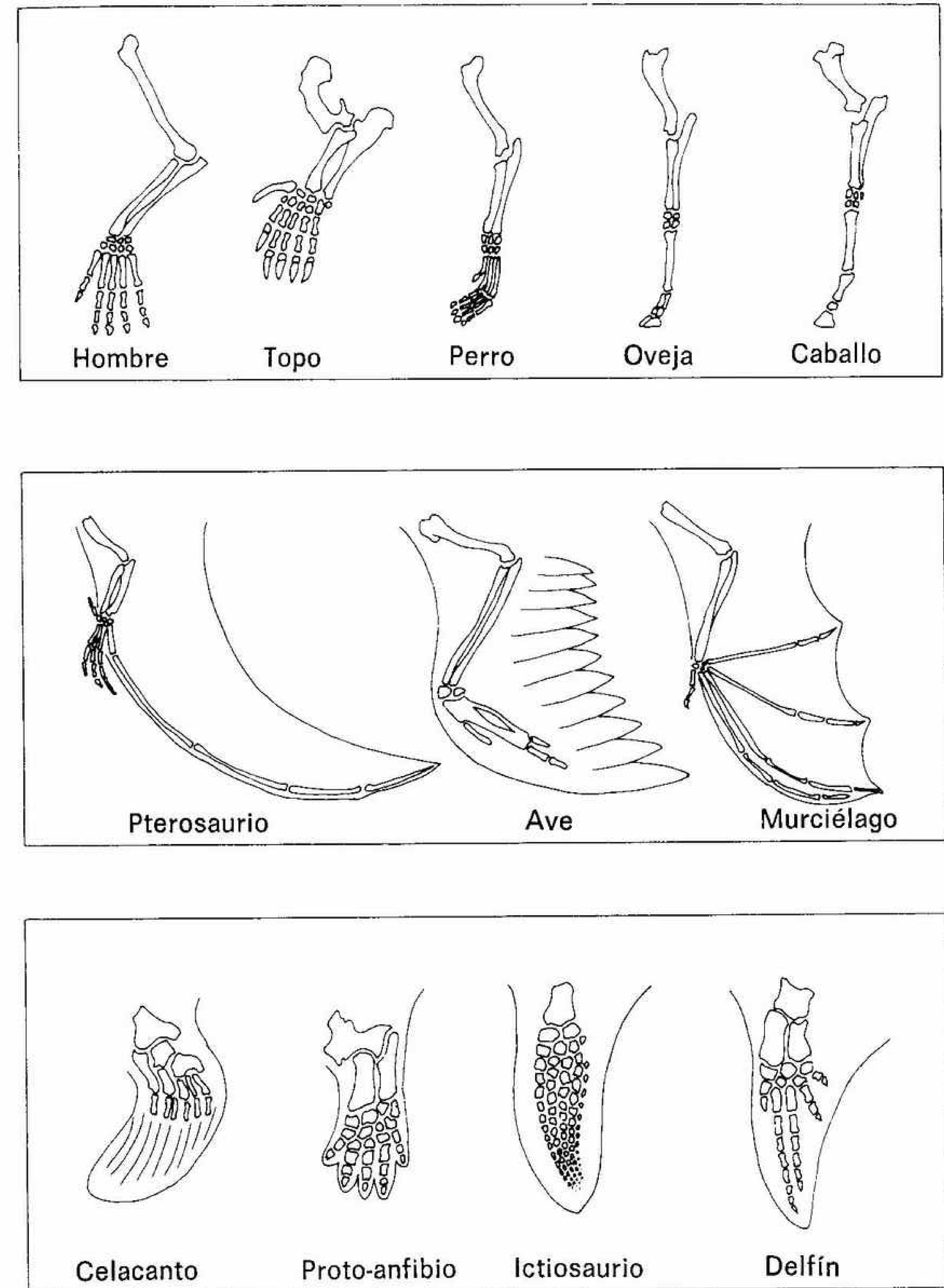


Fig. 1-12. Dibujo esquemático de las extremidades delanteras de algunos vertebrados.

Al comparar las extremidades anteriores de algunos vertebrados hemos descubierto que existe una homología, pero también hubiéramos podido comparar las extremidades posteriores, los pulmones, el corazón o los órganos reproductores; en todos los casos hubiéramos podido establecer una homología. El anatomista francés Cuvier (véase pág. 65) fue el primero en descubrir este "principio de correlación": cuando entre diferentes especies pueden establecerse algunas analogías, seguro que es posible descubrir otras más. También en este caso la teoría de la descendencia nos ayuda a interpretar el fenómeno. Si, efectivamente, las especies descienden unas de otras, es muy probable que presenten similitudes en los planes estructurales de muchos órganos y no sólo en algunos.

Utilizaremos el mismo razonamiento para intentar aclarar el origen de las aves y los mamíferos. Observemos, por ejemplo, el aparato circulatorio. El arco aórtico* de los mamíferos se extiende hacia arriba y hacia la derecha, mientras que en las aves lo hace hacia arriba y hacia la izquierda. Esto hace que parezca bastante improbable que desciendan unos de otros. Sin embargo, si nos "remontamos" hasta los reptiles, observaremos que en estos animales existen todavía los dos arcos. Encontramos en esto un claro indicio que apoya nuestra sospecha de que los mamíferos y las aves tienen unos antepasados comunes: los reptiles. En el caso de las aves el arco aórtico izquierdo sufrió una involución; en los mamíferos ocurrió lo mismo con el arco aórtico derecho.

De todos modos, el establecimiento de una homología sólo nos permite afirmar, por ejemplo, que el fuerte dedo sobre el que hoy día se apoyan los caballos corresponde al dedo medio de los primitivos saurios. Para fundamentar la homología necesitamos disponer de fósiles de las "formas intermedias" y de indicios que nos permitan imaginar al menos las posibles causas de los cambios experimentados. Para ello necesitamos datos ecológicos acerca de los organismos primitivos, así como información sobre los cambios que experimentaron sus hábitats. Esta "ecología del pasado" se ha convertido hoy día en una importante rama de la ciencia: la paleoecología. En el ejemplo del caballo hemos podido seguir el proceso que hizo posible que un habitante de los bosques se convirtiera en un ha-

* Recorrido torácico de la aorta; también se denomina cayado aórtico.

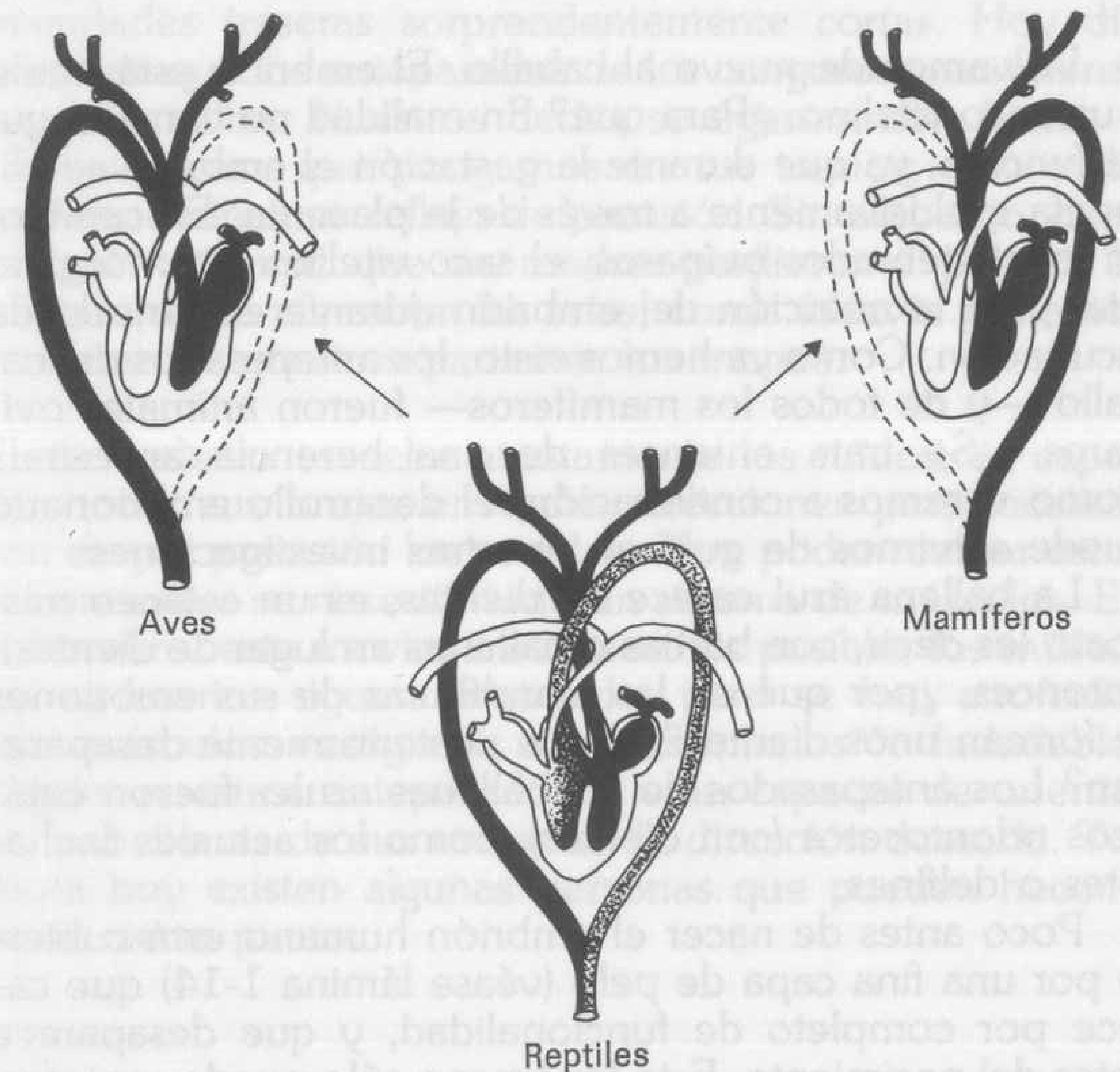


Fig. 1-13. Sistemas circulatorios de los reptiles, las aves y los mamíferos. En el caso de los reptiles podemos observar que el corazón presenta dos cavidades imperfectamente separadas y dos arcos aórticos. Negro = Sangre enriquecida con oxígeno (arterial). Blanco = Sangre "consumida" (venosa). Punteado = Sangre mezclada.

bitante de las estepas. En este caso las investigaciones paleoecológicas nos han proporcionado una serie de datos fundamentales, como, por ejemplo, las pruebas de que las estepas fueron ganando gradualmente terreno a los bosques selváticos. Sólo así es posible llegar a explicar las similaridades que podemos observar en determinados organismos.

«ADAPTACIONES DE ANTAÑO»

Volvamos de nuevo al caballo. El embrión está unido a un saco vitelino. ¿Para qué? En realidad no tiene ninguna función, ya que durante la gestación el embrión se alimenta exclusivamente a través de la placenta. En cambio, en los vertebrados ovíparos, el saco vitelino es un órgano vital para la nutrición del embrión durante el período de incubación. Como ya hemos visto, los antepasados del caballo —y de todos los mamíferos— fueron animales ovíparos. ¿Se trata entonces de una herencia ancestral? Como veremos a continuación, el desarrollo embrionario puede servirnos de guía en nuestras investigaciones.

La ballena azul carece de dientes; es un cetáceo misticeto (es decir, con barbas o ballenas en lugar de dientes). Entonces, ¿por qué en las mandíbulas de sus embriones se forman unos dientecillos que posteriormente desaparecen? Los antepasados de las ballenas azules fueron cetáceos odontocetos (con dientes), como los actuales cachalotes o delfines.

Poco antes de nacer el embrión humano está cubierto por una fina capa de pelo (véase lámina 1-14) que carece por completo de funcionalidad, y que desaparece antes del nacimiento. Este fenómeno sólo puede ser interpretado como una herencia ancestral de nuestros peludos antepasados.

Casi todas las especies presentan algunos caracteres ancestrales durante su período embrionario; parece ser

que su desarrollo sigue atravesando estadios de desarrollo y caracteres que se han perdido o modificado hace ya mucho tiempo. Este fenómeno sólo puede explicarse desde un punto de vista filogénico*; sólo desde esta perspectiva resulta útil para la investigación.

También a veces aparecen caracteres primitivos en las crías de animales o plantas. El ciprés y la tuya —árbol de la vida— tienen hojas en forma de escamas; sin embargo, sus primeras hojas son siempre aciculares. Las crías de los canguros, a diferencia de los adultos, presentan unas extremidades traseras sorprendentemente cortas. Hoy día sabemos que los antepasados de los canguros eran animales arborícolas. Nuestros bebés se agarran con fuerza a cualquier cosa que pongamos en sus manos; esto es lo que denominamos reflejo de prensión. Sin embargo, hace ya mucho tiempo que sus madres perdieron el pelo de la piel al que se aferraban las crías, como todavía podemos observar en nuestros parientes los monos.

Un caballo escucha atentamente los ruidos; es capaz de mover sus orejas en todas direcciones para localizar con mayor precisión los sonidos. Para poder realizar estos movimientos se necesita todo un sistema de músculos. En el hombre, este movimiento ya no es posible; los músculos necesarios siguen existiendo, pero se han atrofiado: son músculos vestigiales o rudimentarios**. Indudablemente, nuestros antepasados sí eran capaces de orientar los pabellones de sus orejas en la dirección deseada. Todavía hoy existen algunas personas que pueden hacerlo hasta cierto punto.

---

* Este proceso fue resumido por primera vez en 1866 por Ernst Haeckel del siguiente modo: «El desarrollo individual (ontogénesis) viene a ser una especie de compendio del desarrollo histórico de la especie (filogénesis).» Esto es lo que se denomina "principio básico biogenético" o "principio de la recapitulación". Actualmente se considera sólo como una serie de manifestaciones que aparecen regularmente durante el desarrollo embrionario y permiten establecer ciertos paralelismos con el desarrollo filogénico de las especies.

** *Rudimentum*, del latín: primera dotación.

Los huesos estiliformes del caballo también son vestigiales. De vez en cuando nace algún potrillo que presenta la forma primitiva de estos dedos rudimentarios.

Las alas anteriores y posteriores de muchos insectos están unidas por medio de una especie de ganchitos. La chinche nabis carece de alas posteriores; sin embargo, sus alas delanteras siguen conservando este dispositivo. Esto sólo puede resultar comprensible si suponemos que estos insectos poseían antiguamente alas posteriores que han perdido durante el proceso filogénico. Este dispositivo de adhesión entre las alas también es vestigial.

Lo mismo puede decirse de los ojos de muchos animales trogloditas o de las alas de los avestruces. Los órganos vestigiales son los restos de caracteres que antiguamente tenían una funcionalidad; son "adaptaciones de antaño".

Otro caso de órganos rudimentarios son nuestras muelas del juicio, que todavía conservan cierta utilidad. Los restos de nuestro pelaje sólo sirven actualmente como adorno y para distribuir el sudor y fomentar su evaporación. Los avestruces todavía siguen agitando sus alas en la época de celo. Todos estos ejemplos de resto de funciones de órganos rudimentarios sólo pueden ser explicados desde el punto de vista de la filogenia.

Antes de echarse sobre la alfombra, el perro da una o dos vueltas sobre sí mismo. ¿A qué viene este ceremonial? O mejor dicho, ¿de dónde ha sacado esta costumbre? El lobo, antepasado de nuestros actuales perros domésticos, es un animal de la estepa. Antes de tumbarse gira alrededor de sí mismo varias veces a fin de hacerse un confortable hueco aplastando las altas hierbas de la estepa.

Ya hemos hablado anteriormente de la causa de que se desboquen los caballos. Muchos comportamientos de animales sólo pueden comprenderse teniendo en cuenta la teoría de la descendencia.

PRUEBAS BIOQUÍMICAS

Al instituto para la defensa del consumidor han llegado ciertas quejas: ¡parece que algunas salchichas contienen carne de caballo! En el laboratorio se analizan tres productos de distinta procedencia. De cada uno de ellos se toma un extracto. El químico pone en tres probetas unos cuantos milímetros de un líquido semitransparente; «suero para detectar caballo», nos dice. Con una pipeta añade a cada probeta cierta dosis del extracto preparado con cada salchicha. Al cabo de unos minutos puede verse cómo el contenido de la primera probeta se ha puesto completamente turbio. «La prueba n.° 1 es positiva», nos dice el químico, «¡en la salchicha hay carne de caballo!» La segunda disolución se mantiene transparente. «Ésta está bien», nos dice. En cambio, el líquido de la tercera prueba también se ha enturbiado, aunque no tanto como el de la primera. «Aquí no hay carne de caballo», nos dice el químico, «¡pero en cambio hay carne de burro!»*

¿Qué es lo que hemos realizado aquí? Una prueba de parentesco capaz de indicar incluso los grados de parentesco existentes.

Este sistema es utilizado por los investigadores desde hace bastante tiempo. La prueba fue inventada en 1905 por Paul Unlenhut** para poder distinguir la sangre animal de la humana, pero pronto se descubrió que podía aplicarse a numerosos campos, incluyendo el de la criminología. De hecho, este sistema puede emplearse para hacer una estimación del grado de parentesco existente entre diferentes especies de animales o plantas. Para ello se procede del siguiente modo: se inyecta a un conejo

* En la práctica, estos experimentos se realizan de un modo más riguroso, obteniéndose resultados cuantitativos.

** Paul Uhlenhut (1870-1957), bacteriólogo e higienista. También se ocupó del estudio de las enfermedades tropicales.

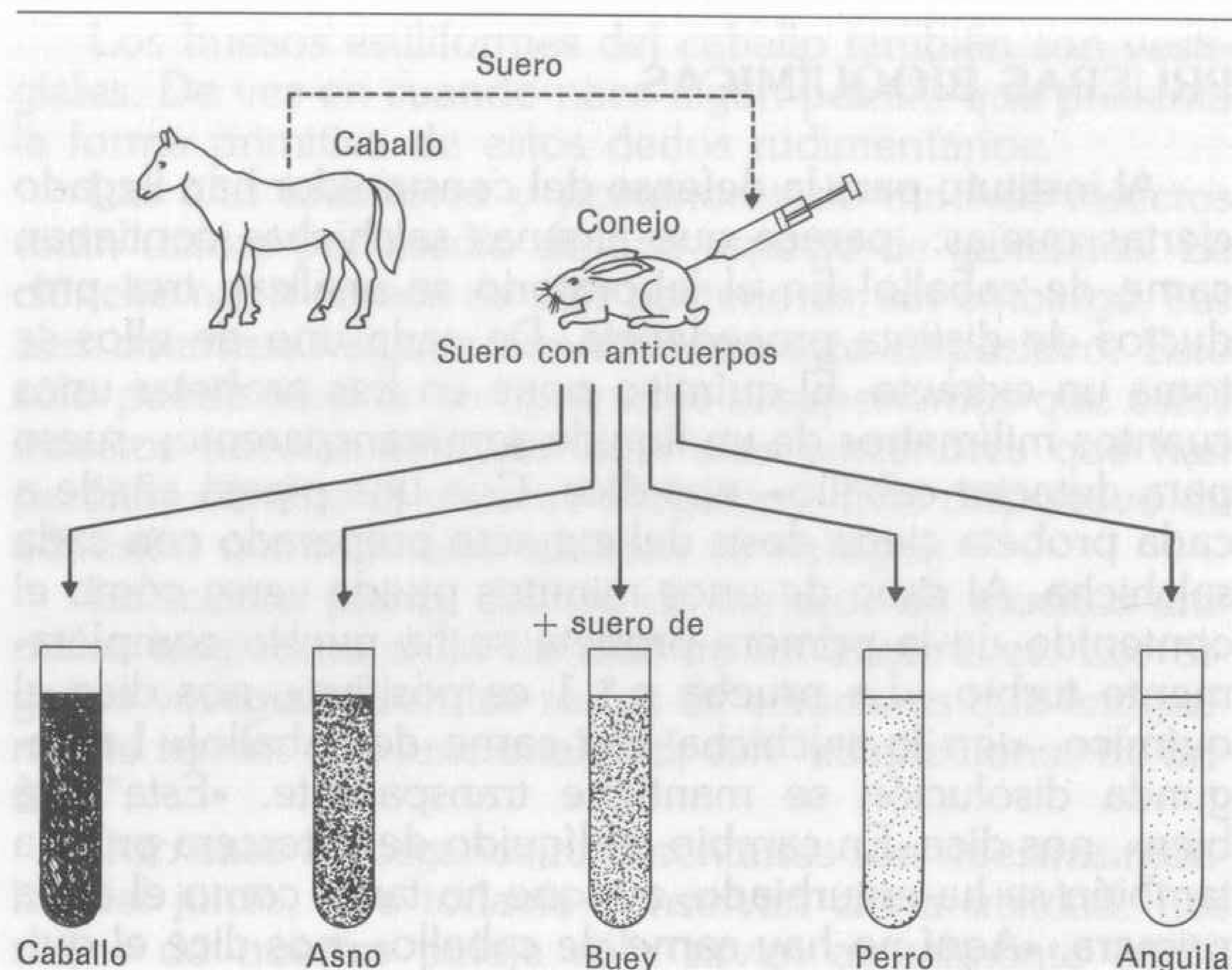


Fig. 1-14. Prueba para determinar el parentesco biológico. Explicación en el texto.

una pequeña dosis de suero extraído de la sangre del caballo. Durante los días siguientes el sistema inmunitario del conejo fabrica anticuerpos* contra las proteínas "intrusas" del caballo. A partir de la sangre del conejo se obtiene un nuevo suero. Este suero contiene los anticuerpos fabricados para rechazar las proteínas del caballo. Si a este suero se le añade ahora un extracto que contenga proteínas de caballo, se produce un fuerte enturbiamiento: la estructura de los anticuerpos "encaja" perfectamente

* El organismo se defiende de las proteínas extrañas que se introducen en el torrente sanguíneo produciendo anticuerpos. Estos anticuerpos se unen a las sustancias "intrusas" y las neutralizan.

con las proteínas de caballo y forma un precipitado, que es lo que causa el enturbiamiento. En cambio, si al suero de conejo le añadimos sangre de anguila, por ejemplo, no ocurre absolutamente nada; los anticuerpos son específicos para las proteínas del caballo y no "encajan" en las de la anguila. Conclusión: el caballo y la anguila no están emparentados o, en cualquier caso, su parentesco sería muy lejano. En cambio, el suero extraído de un perro produciría una ligera reacción, y el del buey daría una reacción mucho más intensa: cuanto más pronunciada sea la turbiedad, mayor será la similaridad entre las proteínas de ambas especies; no hay mejor sistema para confirmar el "parentesco de sangre" que la similaridad entre las proteínas. Cuando al suero de conejo se le añade suero de asno, la reacción que se produce es casi tan intensa como la que da el suero de caballo. ¡El caballo y el asno están estrechamente emparentados!

Hoy día los bioquímicos están en condiciones de determinar las diferentes estructuras moleculares de las proteínas, y pueden comparar las moléculas e interpretar sus similitudes. Como resultado de esta clase de investigaciones se ha puesto de manifiesto, entre otras cosas, que la hemoglobina, el pigmento de los glóbulos rojos, presenta la misma estructura básica en todos los animales vertebrados. A pesar de esto, la molécula de la hemoglobina de los humanos se diferencia en 42 aminoácidos de la del caballo, y tan sólo en 12 de la del mono; en este aspecto no nos diferenciamos en absoluto del chimpancé.

Los enzimas nos proporcionan también ejemplos sorprendentes de similitud molecular debida a la existencia de algún grado de parentesco. Lo mismo ocurre con las hormonas. La insulina del cerdo desempeña la misma función que la del buey, y conserva su funcionalidad incluso en el organismo humano, lo que significa que pueden transferirse e intercambiarse. De este hecho se benefician los diabéticos, a pesar de que existen pequeñas diferencias entre las distintas moléculas.

Todavía más significativo resulta el hecho de que los ácidos nucleicos, que forman parte del material genético de todos los seres vivos —desde las bacterias hasta los seres humanos, incluyendo también las plantas—, presentan básicamente la misma estructura molecular, y están formados por sólo cinco clases de átomos: carbono, hidrógeno, oxígeno, nitrógeno y fósforo. Pero esto no es todo: el código genético es universal; todos los organismos vivos de nuestro planeta utilizan el mismo "código" para realizar su síntesis de proteínas. Y todas las proteínas se componen de los mismos 25 aminoácidos. ¿Podríamos entonces demostrar que existe un parentesco básico entre todos los seres vivos de la Tierra?

Todas las células, animales y vegetales, siguen un mismo plan estructural, independientemente de pertenecer a unos u otros tejidos u organismos. La mitosis y la meiosis* se desarrollan de la misma manera en todos los organismos, y también es similar el proceso de la fecundación; los cromosomas desempeñan la misma función en todos los seres vivos. La notable similitud existente entre los orgánulos celulares** de todos los seres vivos es un claro indicio de su parentesco básico. En ciertos experimentos realizados se ha observado que los ácidos nucleicos de algunas bacterias son capaces de utilizar los ribosomas de las células de un conejo como si fueran los suyos propios. El sistema de transmisión de estímulos nerviosos y el sistema de contracción de los músculos es semejante en el organismo de todos los animales; lo mismo ocurre entre las plantas en cuanto al proceso químico de la fotosíntesis.

La gran diversidad de formas que han desarrollado las plantas y los animales de nuestro planeta a lo largo de su

* *Mitosis:* proceso de división celular. *Meiosis:* división celular en la que el número de cromosomas queda reducido a la mitad. Tiene lugar en la formación de células germinativas o gametos.

** Estructuras celulares con diversas funciones, como, por ejemplo, los cloroplastos, los ribosomas o las mitocondrias.

historia, la similitud de sus códigos genéticos, aminoácidos, enzimas y hormonas; la semejanza de sus planes estructurales, las innumerables homologías que pueden establecerse, la aparición de caracteres "innecesarios" durante el período embrionario, los órganos vestigiales, los atavismos y los documentos fósiles que —ordenados en series homólogas— nos proporcionan un reflejo del parentesco "natural" de todos los seres vivos... toda esta enorme acumulación de hechos y datos cobra sentido a la luz de una sola idea: la descendencia biogenética.

Actualmente ya nadie duda del hecho de la descendencia.

II. BREVE HISTORIA DE LA TEORÍA DE LA DESCENDENCIA

Actualmente ya nadie pone en duda la teoría de la descendencia, pero no siempre ha sido así. Una interpretación literal del relato bíblico de la Creación estaría en contradicción con la idea de la descendencia, ya que según el Génesis todas las especies animales y vegetales fueron creadas por Dios en su forma definitiva*. Los animales fueron salvados del diluvio universal en el arca de Noé, lo que determinó el número de especies. Sin embargo, este relato enseguida empezó a causar ciertas dificultades. Así, en 1685, Sir Matthew Hale, juez supremo de Inglaterra, declaraba que Noé, por una serie de motivos concretos, sólo habría podido salvar cierto número de especies que serían "raíz y origen" de todos los animales que conocemos en la actualidad. Pero ¿qué ocurriría con las plantas? En 1925, en Estados Unidos, todavía se condenó a un maestro de escuela a pagar una multa de 50 dólares por comentar en su clase la teoría de la evolución. Y hace muy pocos años, en 1973, en el estado de Tennessee entraba en vigor una nueva ley según la cual la teoría científica de la evolución sólo podría ser presen-

---

* Actualmente las Iglesias cristianas aceptan la teoría de la descendencia en relación a los animales, las plantas y el hombre, excepto en lo que se refiere a las cualidades espirituales superiores del hombre, que serían debidas a un acto especial de la voluntad del Creador.

tada en los libros de texto de biología como una alternativa, igualmente probable, al relato bíblico de la Creación.

Al parecer, la idea de la descendencia por evolución hace surgir fuertes y apasionadas controversias. En realidad, apenas hace doscientos años que se propuso por primera vez la idea de una historia de la evolución que comprende a todos los seres vivos del planeta. Hasta finales del siglo XVII, de acuerdo con el espíritu de la época y con la visión del mundo que predominaba, para cualquier persona culta —y más aún para las que no lo eran— era evidente e incuestionable el hecho de que Dios había creado el mundo con sus mares, bosques y ríos, con sus animales y plantas, y al hombre para que reinara sobre todo ello. Asimismo, se creía con toda certeza que el mundo había permanecido inmutable desde su creación hasta el presente. Pero ¿cómo no pensar así en una época en la que hasta la profesión o la posición social se consideraban como algo predestinado e inalterable?

CARL VON LINNÉ PONE LAS COSAS EN ORDEN

Teniendo en cuenta lo que se ha dicho hasta ahora, no es difícil comprender el modo en que Linné (véase página 13) sintetiza sus convicciones en 1737: «Existen tantas especies diferentes como formas creó en un principio el Supremo Hacedor.» Sobre esta base construye Linné su *Systema Naturae* de clasificación de plantas y animales. En las clasificaciones "artificiales" realizadas hasta entonces, las especies habían sido ordenadas por orden alfabético, o bien las plantas se habían agrupado en categorías tales como "hortalizas", "legumbres", "plantas medicinales", "malas hierbas", etc. Linné intentó clasificar las plantas según sus mecanismos de polinización y fructificación, es decir, por sus características naturales. Sin embargo, no se percató de que de esta manera establecía una serie de relaciones de parentesco; para él la elaboración de una



Fig. 2-1. Carl von Linné.

clasificación sistemática de plantas y animales no era más que una exposición del plan del Creador.

Tal era la situación en 1750: nadie consideraba seriamente la posibilidad de la evolución y sólo en casos aislados se manifestaron algunas suposiciones titubeantes. Así, por ejemplo, el prudente holandés Jan Swammerdam* proponía discretamente, en 1672, si «de alguna manera no habría que suponer que Dios había creado sólo un animal que posteriormente hubiera dado lugar a un infinito número de clases o especies».

La posibilidad de la evolución ni siquiera se planteaba; todo el mundo estaba firmemente convencido de la inmutabilidad de las especies. Sin embargo, en ciertos casos los estudiosos se reservaban una excepción a esta regla: las sabandijas, bacterias, gusanos, larvas, y también las anguilas, las ranas y los ratones, podían, al parecer, surgir por generación espontánea de la suciedad y la podredumbre.

* Jan Swammerdam (1637-1680), zoólogo holandés que realizaba sus observaciones con un microscopio construido por él mismo.

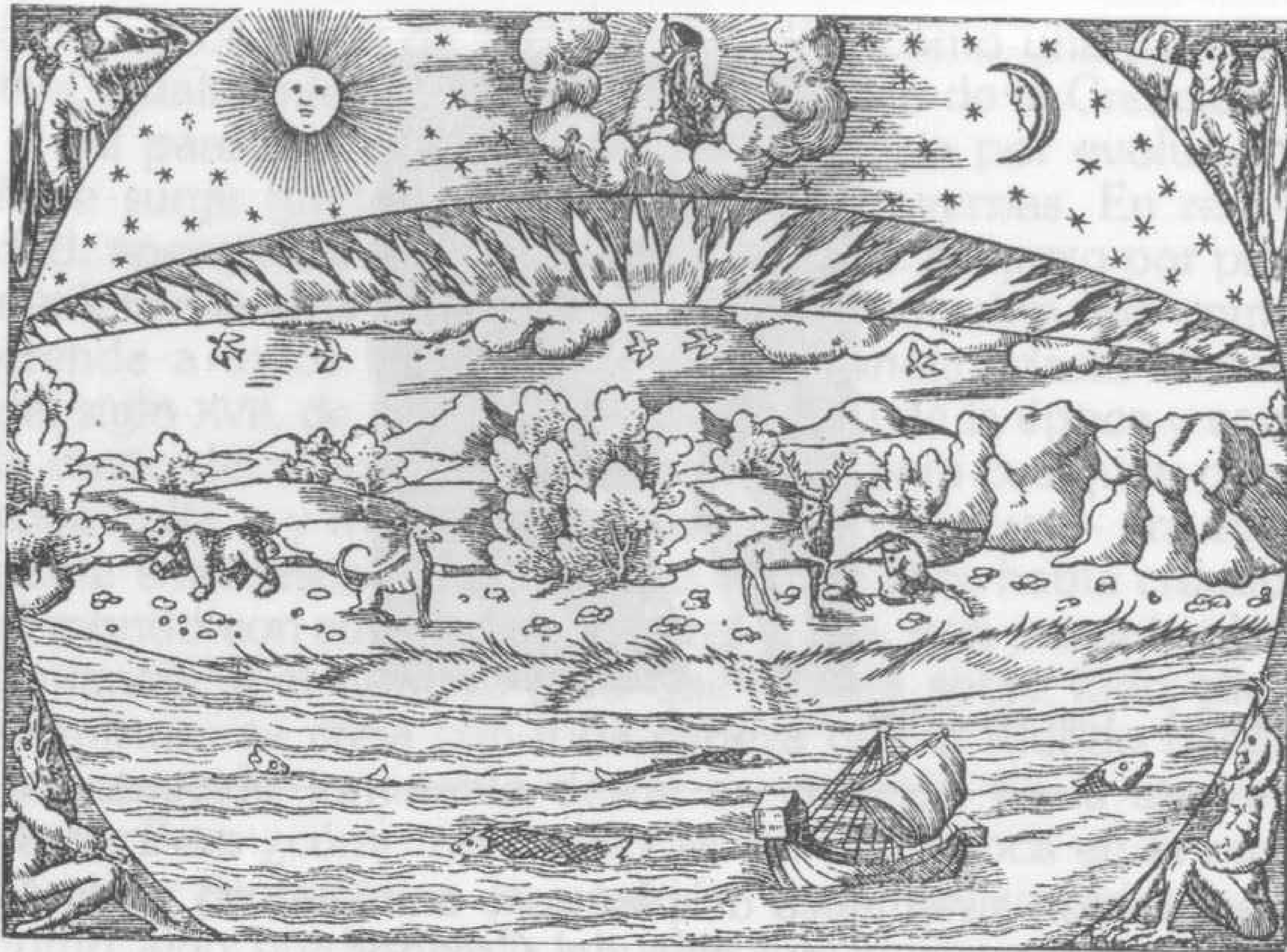


Fig. 2-2. *La Tierra después de la creación,* de Sebastian Münster (hacia 1550).

El siguiente párrafo de un documento de la Academia de Teología de Kiev de 1782 refleja fielmente esta ingenua seguridad y la manera de pensar de los eruditos ya a finales del siglo XVIII: «... No había ninguna necesidad de dar cobijo en el arca de Noé a innumerables tipos de animales que surgen por sí mismos de la podredumbre, sin que sea necesario un apareamiento de sus padres, como son los ratones, avispas, abejas, moscas y escorpiones.»

Del mismo modo era seguro que los óvulos o las células espermáticas contenían al individuo completo en miniatura, que, a su vez, llevaba en sí el germen de la siguiente generación, y así sucesivamente. Mediante la fecundación se desencadenaba un proceso que esencialmente no consistía más que en el desarrollo de estructuras preexistentes y predeterminadas. Precisamente de esta

teoría de la preformación se deriva el concepto de "evolución"; *evolvere* significa en latín desarrollar, desenvolver. Hoy día entendemos por evolución el desarrollo de la vida y de los seres vivos en nuestro planeta.

Hasta finales del siglo XVIII no empezaron a manifestarse referencias a una posible descendencia, aunque siempre expuestas como simples sugerencias, preguntas o ideas sin pretensiones de seriedad. De cualquier modo, a partir de 1750 los eruditos más progresistas comenzaron a reconocer la existencia de cierto parentesco entre diferentes especies y manifestaron sus dudas acerca de la inmutabilidad de las especies; hasta el propio Linné llegó a dudar y a admitir por esa época la posibilidad de que se formaran nuevas especies por cruzamiento de otras ya existentes. A su muerte, en 1778, Linné comenzaba a ser considerado en los círculos científicos como relativamente retrógrado. La humanidad comenzaba a entrar en la era de la Ilustración.

BUFFON, "MAESTRO DE LA RAZÓN PRÁCTICA"

Georges Louis Buffon, contemporáneo de Linné, era algo más progresista, aunque expresaba sus opiniones con la necesaria prudencia. Observando la secuencia de fósiles de plantas y animales llegó a concluir que las especies se iban "relevando" unas a otras. De hecho, su interpretación de los fósiles era correcta. También se dio cuenta de que la corteza terrestre se había ido formando paulatinamente, por la sucesiva acumulación de depósitos sedimentarios. Pero casi inmediatamente después de que expresara su parecer se encontró sometido a una fuerte represión, viéndose obligado a dar toda una serie de explicaciones atenuantes ante la Facultad de Teología de la Sorbona de París, en las que declaraba que sus ideas no eran más que «puras especulaciones filosóficas sin ningún valor frente a la Biblia». En su voluminosa *Historia natural* (1749-1787)

Buffon desarrolla ideas verdaderamente revolucionarias para su época: «Si fuera cierto que el asno y el caballo descienden de los mismos progenitores, también el hombre, el mono, los cuadrúpedos y todos los demás animales podrían considerarse como miembros de una sola familia, y no sería erróneo suponer que a través del tiempo la naturaleza haya ido produciendo todos los seres orgánicos a partir de un solo ser inicial.» Pero Buffon concluye sus consideraciones diciendo: «Sin embargo, lo cierto es, porque así nos ha sido transmitido por la revelación, que todos los animales participaron por igual de la bondad divina en la creación, y que cada especie ha salido de las manos del Creador tal y como se nos presenta hoy.» ¿Convicción religiosa o astucia mundana? Hay quienes consideran a Buffon como el maestro de la razón práctica; otros, en cambio, opinan que «Buffon poseía genio, pero poco carácter».

LAMARCK, EL SOLITARIO Y GRAN URDIDOR DE IDEAS

J. B. de Lamarck llegó a la biología de un modo un tanto novelesco: nacido en 1744, tras estudiar teología ingresó en el ejército; en la Guerra de los Siete Años fue condecorado y ascendido a oficial, abandonando después el ejército a los venticuatro años por motivos de salud. Estudió entonces medicina, literatura y ciencias naturales y, a la vez que trabajaba como empleado de banca, aprendía botánica de modo autodidacto. En 1778 publicó su *Flora de Francia*, en tres tomos. Con el apoyo de Buffon obtuvo un empleo en el Jardín Botánico de París. En 1793 obtuvo la cátedra de zoología, con especialidad en invertebrados. De nuevo volvió a estudiar autodidácticamente —¡ya con 49 años!—, y entre 1815 y 1822 publicó su *Historia natural de los invertebrados*, obra sistemática fundamental. En 1809 había aparecido su *Filosofía zoológica*. En 1829, a la edad de ochenta y cinco años, Lamarck, solo y ya prácticamente ciego, llegó al fin de sus días.



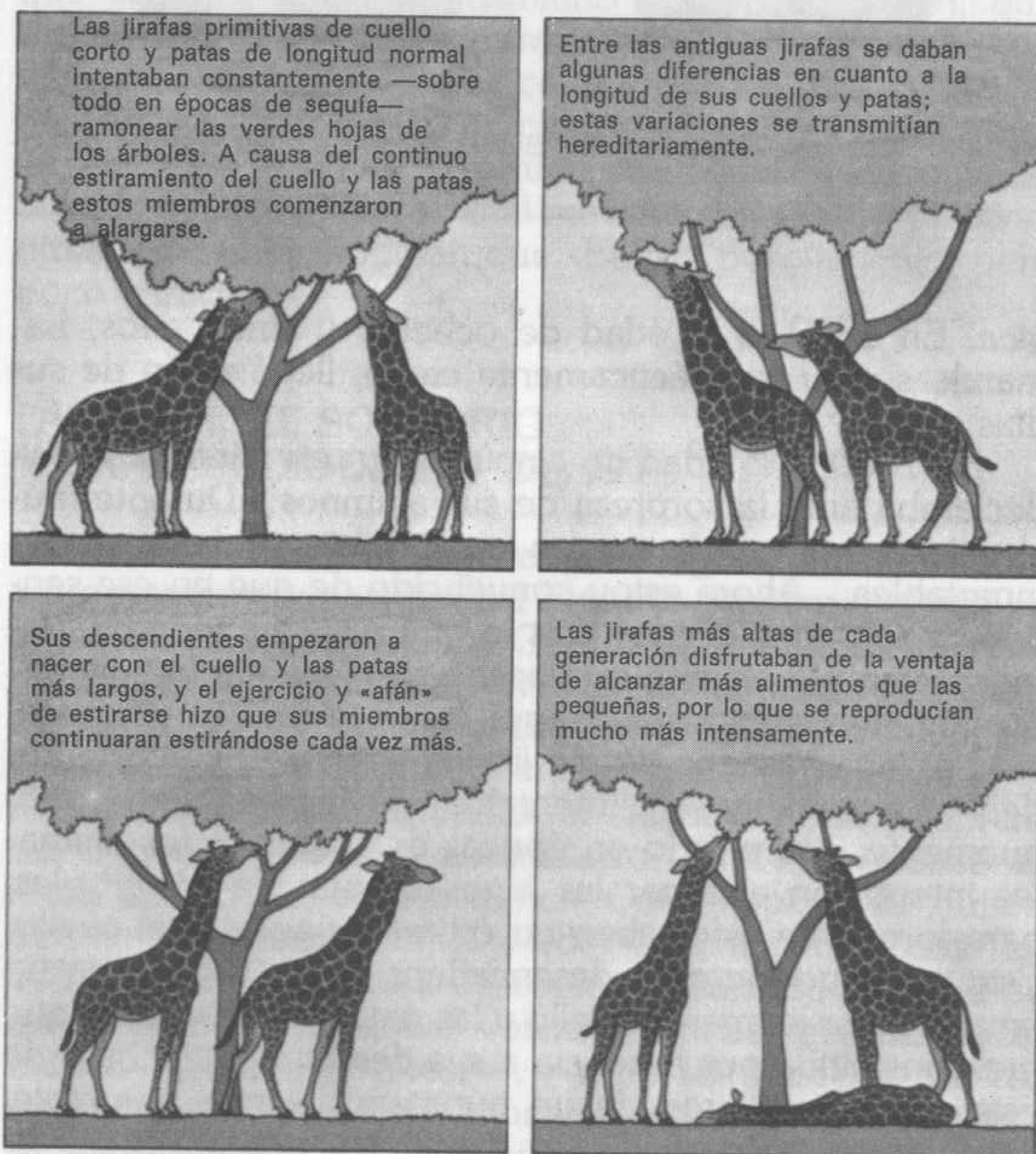
Fig. 2-3. *Izquierda:* Georges Louis Buffon. *Derecha:* Jean Baptiste de Lamarck.

En 1800, a la edad de cincuenta y seis años, Lamarck declaraba ante la sorpresa de sus alumnos: «Durante mucho tiempo he creído que en la naturaleza se dan especies inmutables... Ahora estoy convencido de que en ese sentido estaba equivocado», tras lo que pasó a exponer el famoso ejemplo en el que muestra su visión de la transformación de las especies y, por tanto, de su surgimiento.

Los antepasados de las jirafas tenían el cuello corto, decía Lamarck, y se alimentaban de hierba, pero continuamente, sobre todo en épocas de sequía, estos animales intentaban alcanzar las jugosas hojas de los árboles, para lo que se esforzaban en estirar las patas y el cuello. Este continuo ejercicio desencadenó en su organismo un empeño por alargar el cuello y las patas, característica que fue transmitida por herencia a sus descendientes, que, de este modo, partieron de un punto inicial más favorable. También estos descendientes siguieron esforzándose y es-

tirándose durante toda su vida, y sus hijos tuvieron cada vez el cuello y las patas más largos. Así es como, a través del tiempo, se llegaron a formar los largos cuellos y patas de las jirafas que conocemos hoy.

Otro ejemplo: las garzas que pescan en las orillas pantanosas se encuentran en constante peligro de hundirse, por lo que tuvieron cada vez mayor necesidad de desarrollar unas patas largas: debido al constante estiramiento de éstas, acabaron convirtiéndose en zancos. También ocurre



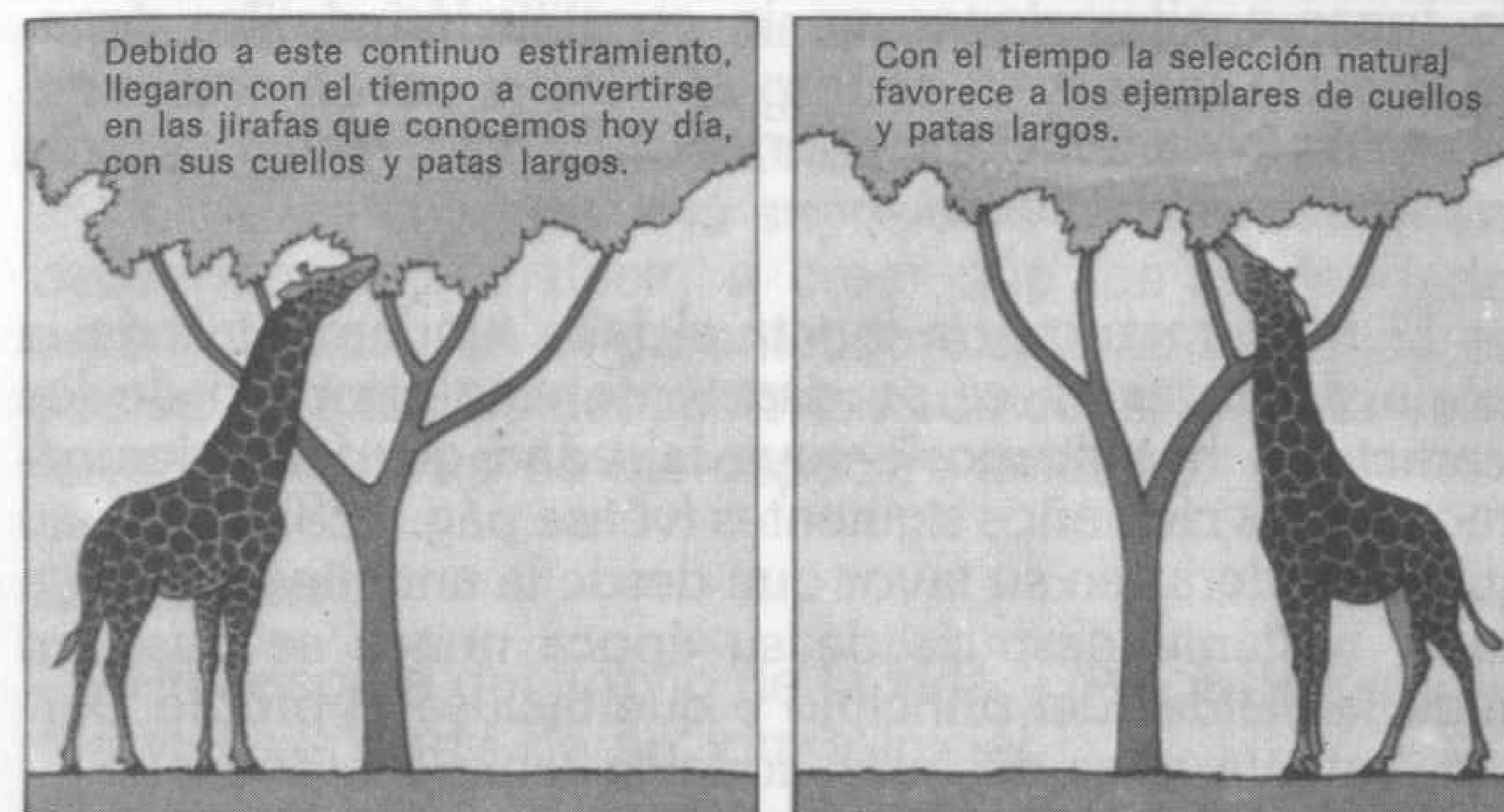


Fig. 2-4. Origen y desarrollo de las jirafas según las ideas de Lamarck (izquierda) y de Darwin (derecha).

algo parecido con los topos y los animales que viven en el subsuelo: al no utilizar sus ojos, éstos se atrofian.

A través de la filosofía naturalista Lamarck llegó a aceptar la teoría de la descendencia. La antigua idea filosófica de que existe un proceso gradual de perfeccionamiento «desde la naturaleza inerte de las piedras hasta la espiritualidad de los ángeles» era objeto de una continua polémica entre los eruditos del siglo XVIII. En resumen, la teoría de Lamarck estaba basada en las siguientes consideraciones:

- Todos los organismos tienden instintivamente hacia su perfeccionamiento.
- Las alteraciones del entorno producen nuevas necesidades en los organismos.
- Debido a esto, los organismos se ven obligados a utilizar determinados órganos con mayor o menor intensidad; por su utilización o desuso los órganos tienden a formarse o desarrollarse más o menos intensamente. Esto

da lugar a alteraciones en la constitución de los organismos.

- Estas alteraciones son hereditarias (caracteres de transmisión hereditaria).

El fundamento, y a la vez el fallo fundamental, de la teoría de Lamarck es precisamente este principio de los "caracteres hereditarios", cuya falsedad quedaría demostrada en los cien años siguientes (véase pág. 128). Pero hay que considerar en su favor que desde la antigüedad griega hasta bastante después de su época nunca se puso en duda la validez del principio y que incluso el propio Darwin, setenta años después, todavía tenía sus dudas.

Se suele describir a Lamarck como «uno de los más grandes y solitarios urdidores de ideas que se conocen en toda la historia de las ciencias naturales». Fue él el primero que intentó fundamentar y exponer claramente la idea del proceso de la descendencia. Éste es su mérito, pese a que su análisis resultara erróneo.

Teoría de la descendencia

Teoría que afirma que las especies se derivan unas de otras (en contra de la teoría opuesta, o teoría de la inmutabilidad de las especies).

La teoría de la descendencia reúne y ordena las pruebas que fundamentan esta tesis.

Argumentos en favor de la descendencia:

1. Linné desarrolla un "sistema de clasificación natural" en el que agrupa a las especies que presentan las mismas o similares características en: fílum, clase, orden, familia, género, especie. Sin embargo, la única finalidad de Linné era establecer un sistema.
2. Los fósiles también pueden ser clasificados con este sistema.

3. El orden de este sistema y la cronología de la aparición de los diferentes grupos de plantas y animales sobre la Tierra se corresponden.
4. Esto conduce a la suposición de que existe una descendencia; es decir, a creer que las similaridades están basadas en el parentesco existente entre las especies. Los fósiles descubiertos son considerados como formas primitivas de las especies actuales.

Evolución

Proceso de desarrollo de la vida y de los propios seres vivos a partir de su forma inicial.

La teoría de la evolución trata de determinar las leyes que rigen el proceso de evolución de las diferentes especies.

CUVIER, BRILLANTE DEFENSOR DE UNA TEORÍA FALSA

Lamarck tuvo la desgracia de encontrar en uno de sus colegas, algo más joven que él, un antagonista que, tanto por sus extraordinarios conocimientos como por su fuerte carácter, resultó ser una personalidad mucho más brillante, a pesar de que sus puntos de vista respecto a la teoría de la descendencia eran completamente erróneos. Este hombre fue Georges Cuvier.

Cuvier es el especialista en anatomía comparada más notable de la historia de la zoología. Dominaba todos los conocimientos zoológicos de su época y conocía todos los fósiles y animales hasta en sus menores detalles. Fue él quien descubrió la correspondencia entre los diferentes órganos que componen un organismo. Por ejemplo, los ungulados con cuernos poseen dentadura de herbívoros. Los animales con garras presentan dentadura de carnívoros; los reptiles con hileras de dientes cerradas son herbí-

voros, y los que presentan dientes cónicos son carnívoros. Este enfoque de la constitución de los animales, que más tarde se denominó "principio de correlación", permitió a Cuvier efectuar amplias deducciones acerca de la especie y el modo de vida de animales fosilizados, con sólo tener en sus manos algunos fragmentos petrificados. Con sus demostraciones en este campo Cuvier cosechó grandes éxitos.

¿Por qué, regularmente, las especies fosilizadas son sustituidas por otras? Ésta fue la pregunta que sirvió de punto de partida para sus investigaciones paleontológicas. Lamarck acababa de dar una respuesta a este interrogante, pero Cuvier encontró otra, manteniéndose firmemente aferrado a la teoría de la inmutabilidad de las especies. En 1798, en unas excavaciones que realizaba en la cantera de piedra caliza de Montmartre, cerca de París, Cuvier descubrió que en los sucesivos estratos rocosos los fósiles de animales marinos y terrestres se relevaban por tres veces consecutivas, sin estar vinculados por ningún tipo de forma intermedia.

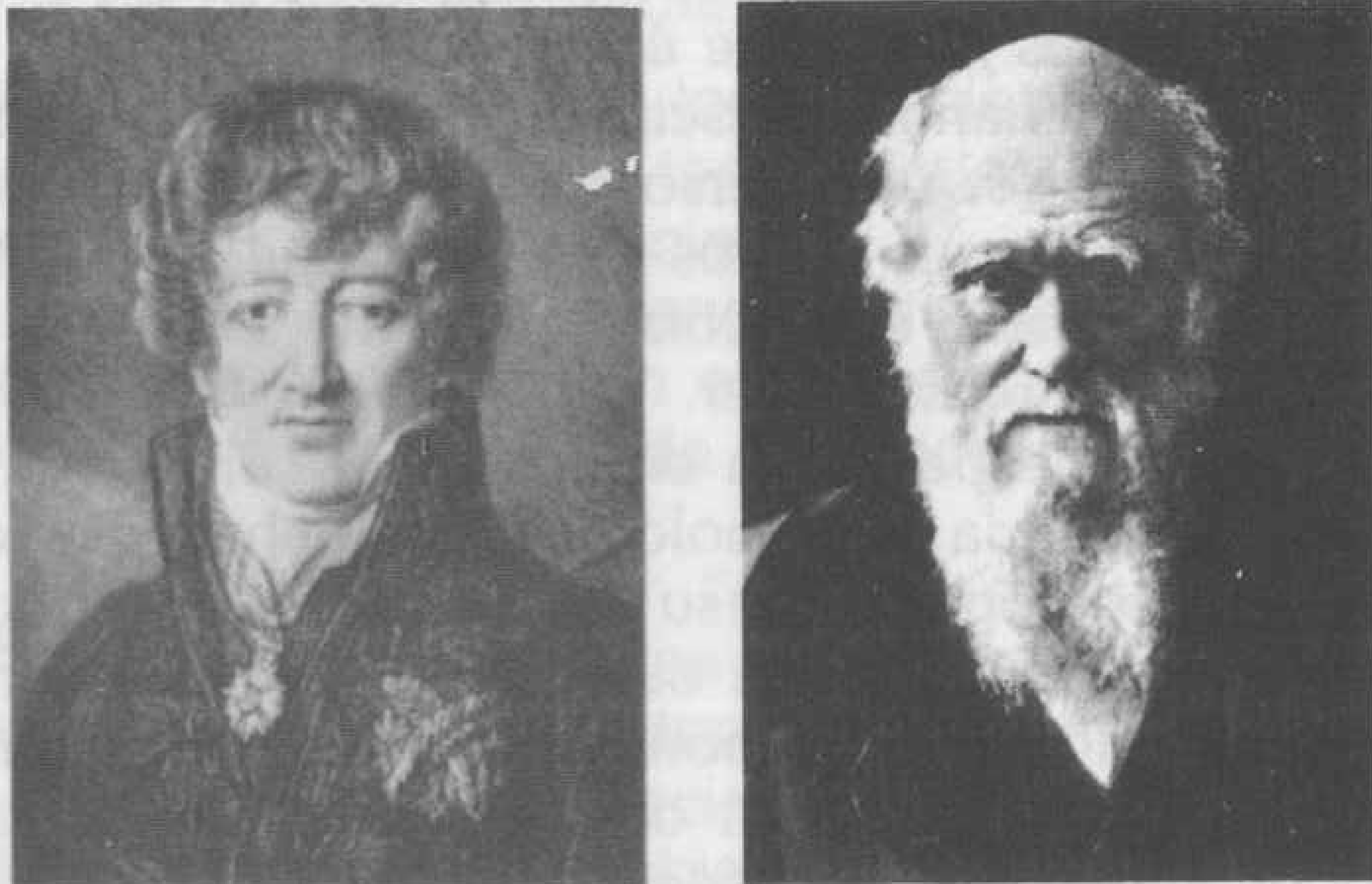


Fig. 2-5. *Izquierda:* Georges Cuvier. *Derecha:* Charles R. Darwin.

¿Cómo explicar este fenómeno? «Por tres veces consecutivas los grandes diluvios aniquilaron toda la fauna terrestre; y cada vez fue creada de nuevo», explicaba Cuvier, formulando así por primera vez su "teoría de las catástrofes", aunque conservando el principio fundamental de la inmutabilidad de las especies. Las diversas series sucesivas de animales y plantas fósiles, según él, no eran más que los restos de especies que habían existido en otros tiempos y que habían sucumbido a las sucesivas catástrofes. No es sorprendente que esta teoría recibiera en su época el aplauso general. ¿Acaso no nos describe el Antiguo Testamento el diluvio, o sea, una de estas catástrofes?*

Georges Cuvier nació en 1769 en Mömpelgard (hoy Montbéliard, en Borgoña) y tras realizar unos breves estudios de teología en Tubinga, ingresó en la famosa Karlsschule de Stuttgart. A los diecinueve años se trasladó a Normandía, donde, mientras trabajaba como profesor particular, continuó sus estudios de modo autodidacto, llegando a convertirse en un erudito de tal fama que ya en 1794, a la edad de veinticinco años, le fue concedida la cátedra de anatomía comparada en la Sorbona. Bajo el gobierno de Napoleón fue nombrado ministro de Cultura y posteriormente ministro para Asuntos Protestantes. También le fue concedido el título de barón y la dignidad de par de Francia. Cuvier fue un gran erudito e infatigable organizador al que siempre acompañó el éxito, y un brillante orador de gran personalidad.

Su antagonista fue el viejo y solitario urdidor de ideas

* El propio Cuvier, a pesar de ser un cristiano convencido, hizo siempre una clara distinción entre lo que dicen las Sagradas Escrituras y su propia teoría científica. Nunca cuestionó el hecho de que las catástrofes pudieran producirse de una forma no natural. Además, dudaba de que tuvieran que tener un carácter mundial; la repentina destrucción o inundación de grandes áreas justificaba su teoría. La identificación entre la última gran catástrofe y el Diluvio Universal no se debe a Cuvier, sino que surgió a partir de un falseamiento por parte de los traductores ingleses, que así intentaban dar un fundamento científico al relato bíblico de la Creación.

Lamarck, que defendía la teoría de la transformación y surgimiento de las especies. ¡No es de extrañar que llevara las de perder! Durante casi medio siglo sólo Cuvier gozó de la aprobación general. Cuando ya hacía tiempo que funcionaban las locomotoras y los barcos de vapor; cuando ya se había inventado la fotografía, la luz eléctrica y el teléfono, todavía se consideraba un hecho irrefutable que la Tierra y todos los seres vivos habían sido creados tal y como los conocemos hoy, y que todo permanecería igual por los siglos ¡a no ser que se produjera otro diluvio!

CHARLES DARWIN: UN DILUVIO DE HECHOS

Atrincherada tras este tipo de dogmas, la sociedad intentaba protegerse de la irrupción de la era de la técnica y las ciencias naturales. La mera idea de una posible descendencia era por sí misma algo escandaloso y prohibido. Y en semejante ambiente surgió en 1859 la nueva teoría de Darwin. Su libro *Sobre el origen de las especies** se agotó el mismo día de su publicación; secretamente se había estado esperando —y a la vez temiendo— que se publicara una obra de este tipo. El escándalo y el rechazo se manifestaron de inmediato: se desencadenó la tormenta en contra de las "herejías" de Darwin.

Y, sin embargo, aquel hombre, contra el que se dirigieron todos los ataques, era un científico tranquilo y amable que trataba de evitar cualquier tipo de confrontación y que siempre se mostró respetuoso hacia los demás. Incluso había estudiado teología.

Darwin nació en 1809, hijo de un médico inglés. A los dieciséis años emprendió sus estudios de medicina en

* El título completo de su obra es: *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for live* (Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la supervivencia de las razas favorecidas en la lucha por la vida).

Edimburgo, pero los abandonó dos años más tarde porque la visión de las operaciones quirúrgicas le resultaba insoportable. Posteriormente estudió teología en Cambridge, aprobando sus últimos exámenes en 1831; por tanto, hubiera podido convertirse en pastor de la Iglesia anglicana.

Pero no quiso el destino que fuera así. Más que la medicina o la teología, a Darwin siempre le habían interesado las ciencias naturales. Asistió como oyente a clases de geología, botánica y zoología. Pronto entró a formar parte de los círculos de los más destacados eruditos, donde le ofrecieron participar en una expedición de investigación "alrededor del mundo". Darwin aceptó. Conocía las descripciones de los viajes de Alexander von Humboldt*, y en su pequeña biblioteca del *Beagle* se encontraba Charles Lyell**. Este científico escocés era un excelente observador que había descubierto que los fenómenos geológicos podían explicarse mucho mejor desde la perspectiva de un desarrollo continuo que abarcaba grandes períodos de tiempo que basándose en la teoría de las catástrofes. Según Lyell, las fuerzas naturales que actuaban sobre la corteza terrestre en la antigüedad eran exactamente las mismas que podemos observar hoy; por tanto, los cambios que ocurrieron hace mucho tiempo pueden estudiarse actualmente. La tesis de Lyell, que llegó a llamarse "principio de actualidad", se basa en que «el presente es la llave del pasado», y demostró ser muy favorable para el desarrollo de la geología como ciencia. Sin embargo, sus ideas sólo fueron aceptándose con mucha lentitud.

Darwin fue uno de los primeros en reconocer su valor. Con el paso del tiempo se llegó a entablar una fructífera amistad entre estos dos hombres, a pesar de que Lyell

* Alexander von Humbolt (1769-1859), gran viajero, naturalista, investigador polifacético y —más que nada— geógrafo. Montes, ríos y partes de los mares llevan su nombre. Los resultados de sus investigaciones ocupan unos cincuenta volúmenes.

** Charles Lyell (1797-1875), uno de los geólogos más avanzados de su época.

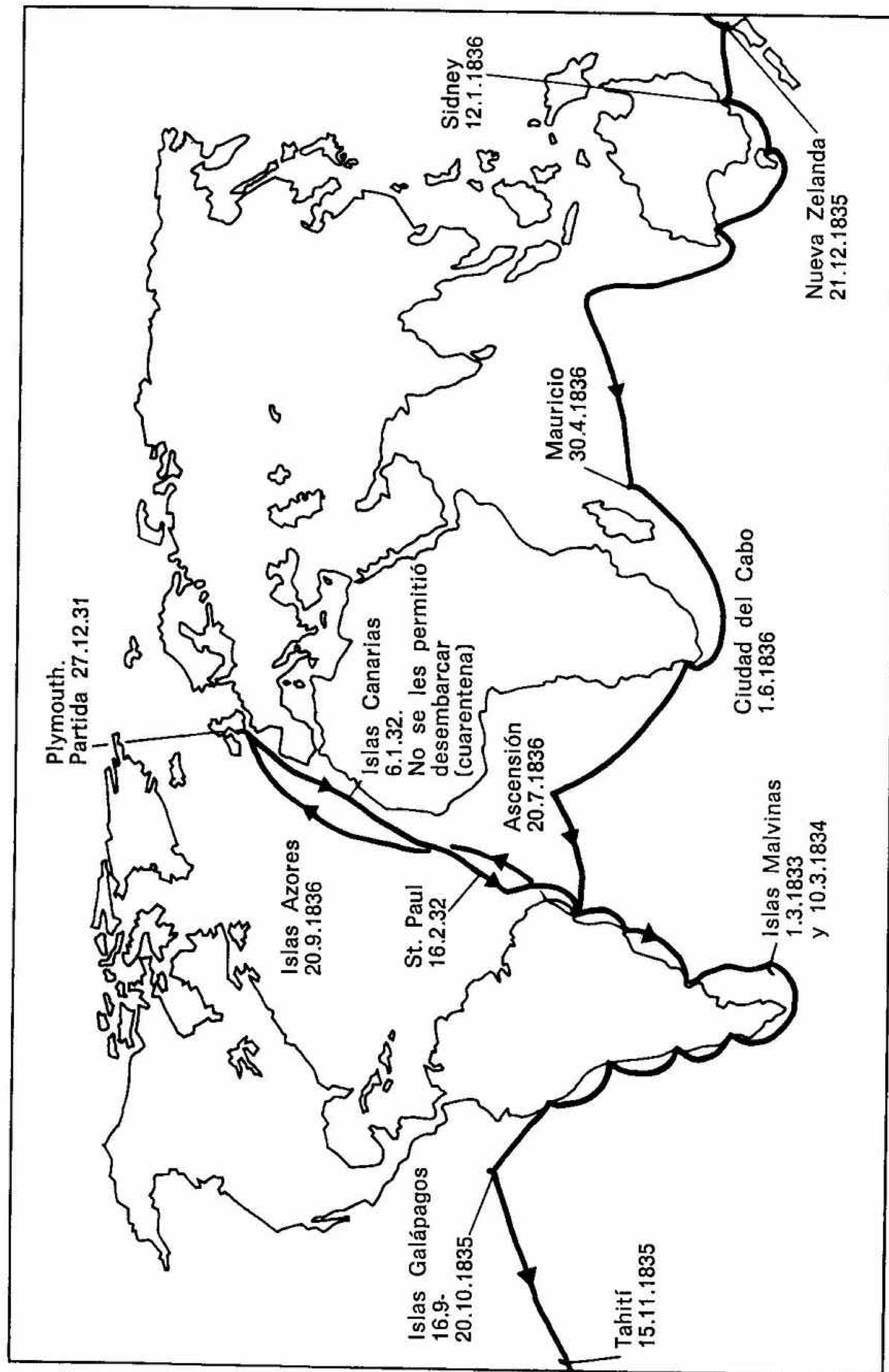


Fig. 2-6. Periplo realizado por Darwin a bordo del *Beagle*.

sólo llegaría a aceptar los puntos de vista de Darwin al cabo de mucho tiempo. Lyell consideraba que los lentos cambios observables en la corteza terrestre se limitaban únicamente al aspecto inorgánico. Durante muchos años este científico fue considerado como un firme defensor de la teoría de la inmutabilidad de las especies.

Darwin se hizo a la mar en diciembre de 1831 a bordo del *Beagle* con la intención de realizar ciertas investigaciones geológicas. El *Beagle* tenía como misión efectuar, como buque hidrográfico, mediciones a lo largo del litoral, lo que permitió a Darwin realizar sus estudios en tierra durante varios días e incluso semanas. Fue mientras efectuaba sus diversos estudios y observaciones cuando Darwin sintió nacer su auténtica vocación: «Desde que abandoné Inglaterra, el entusiasmo y el asombro se han apoderado de mi espíritu como un vendaval, y hasta ahora no he permanecido inactivo ni un solo minuto... Sólo quien lo haya experimentado es capaz de comprender la maravillosa alegría y satisfacción de caminar entre estos árboles y flores.» Más tarde llegaría a decir que «el viaje fue el comienzo de mi verdadera vida».

Se había proyectado que el viaje durara tres años, pero en realidad duró cinco: desde el 17 de diciembre de 1831 hasta el 2 de octubre de 1836. Durante todo este tiempo Darwin siguió creyendo en la inmutabilidad de las especies; las dudas surgieron posteriormente, al estudiar los materiales y las numerosas observaciones recogidas en el viaje. Desde el 17 de septiembre hasta el 15 de octubre de 1835 el buque permaneció en el archipiélago de las Galápagos*, donde Darwin tuvo oportunidad de estudiar la geología, la flora y la fauna de algunas islas.

En estas islas Darwin pudo observar trece especies di-

* Grupo de islas de origen volcánico situadas en el océano Pacífico a unos 1.000 km de la costa de la República de Ecuador. Se supone que este pequeño archipiélago emergió hace aproximadamente de dos a cuatro millones de años.

ferentes de pinzones, todas muy parecidas —lo que denotaba un parentesco muy próximo—, aunque con algunas características distintivas, sobre todo en la forma del pico, lo que revelaba modos diferentes de alimentación. ¡Aquello tenía que tener algún sentido! ¿No podría ser que originalmente una especie de pinzones del continente hubiera colonizado las islas y posteriormente hubiera dado lugar a todas las demás especies? Al principio no fueron más que sospechas, suposiciones... pero Darwin se encontraba ya en el buen camino.

Los innumerables fósiles que encontró en América del Sur también le dieron que pensar; la mayoría de los fósiles de mamíferos pertenecían al mismo género, o al menos a la misma familia que las especies actuales. Esta correspondencia entre las formas fósiles y las vivientes sólo podía ser interpretada en base a la existencia de una relación de parentesco.

Como llegaría a declarar años después, fueron sobre todo estos descubrimientos paleontológicos y la diversidad de especies de pinzones de las islas Galápagos lo que le llevó al "estudio del origen de las especies". Aunque, claro está, no llegó a sus conclusiones sin contar con alguna clase de "pista": ¡la teoría de Lyell acerca de la continua alteración de la corteza terrestre a través de millones de años tenía que poderse aplicar también a los seres vivos!

A su regreso, en 1836, Darwin se dedicó primero a otros trabajos. Era un hombre al que no le gustaban el apresuramiento y las conclusiones precipitadas; todo lo contrario, analizó y consideró todas estas ideas con un comedimiento y una minuciosidad ejemplares, e incluso después todavía seguía poniéndolas en duda...

En 1837 Darwin se trasladó a Londres. En 1839 contrajo matrimonio —del que nacerían diez hijos— y en 1841 fijó su domicilio en Downe, al sur de Londres, en donde se dedicaría a sus estudios durante el resto de sus días. En 1842 publicó su primer trabajo, un estudio sobre

los arrecifes de coral; dos años después sus observaciones sobre islas volcánicas y en 1850 un estudio sobre América del Sur. Entre 1850 y 1854 escribió una larga monografía sobre los cirrópodos*.

Entonces ¿cuándo escribió su principal obra, *El origen de las especies*? Trabajó durante muchos años en la elaboración de este estudio, pero sólo a partir de 1856 se dedicó a él seria y continuadamente. La primera edición de *El origen* aparece en 1859, aunque no se hubiera llegado a publicar en esta fecha de no ser porque en 1858 la lectura de una obra del naturalista inglés Alfred Russel Wallace** inquietó profundamente a Darwin, que se apresuró a concluir su trabajo. Wallace, durante sus viajes, había llegado prácticamente a las mismas ideas y conclusiones que Darwin.

Hasta el final de su vida, Darwin continuó ampliando y corrigiendo su obra principal, de la que fueron apareciendo sucesivas ediciones. El 19 de abril de 1882, muere de insuficiencia cardíaca. Se halla enterrado en la abadía de Westminster, a escasos metros de la tumba de Isaac Newton.

«EL ORIGEN DE LAS ESPECIES»

«... Por tanto, para mí ya no cabe ninguna duda de que el punto de vista de la mayoría de los naturalistas —incluido yo mismo hasta hace muy poco— de que cada especie ha sido creada independientemente, es erróneo. Estoy completamente convencido de que las especies no

* En dos volúmenes, con unas 1.100 páginas en total. Los cirrópodos son crustáceos muy diferenciados que viven adheridos a las rocas. A este orden pertenecen, por ejemplo, los percebes.

** Alfred Russel Wallace (1823-1913), investigador inglés. Fue relojero, agrimensor y maestro de escuela. En sus viajes de investigación a países remotos llegó a deducir ideas bastante claras sobre el proceso de la evolución. Su teoría de la transmisión hereditaria de las "variaciones" supera a las ideas de Darwin en este aspecto.

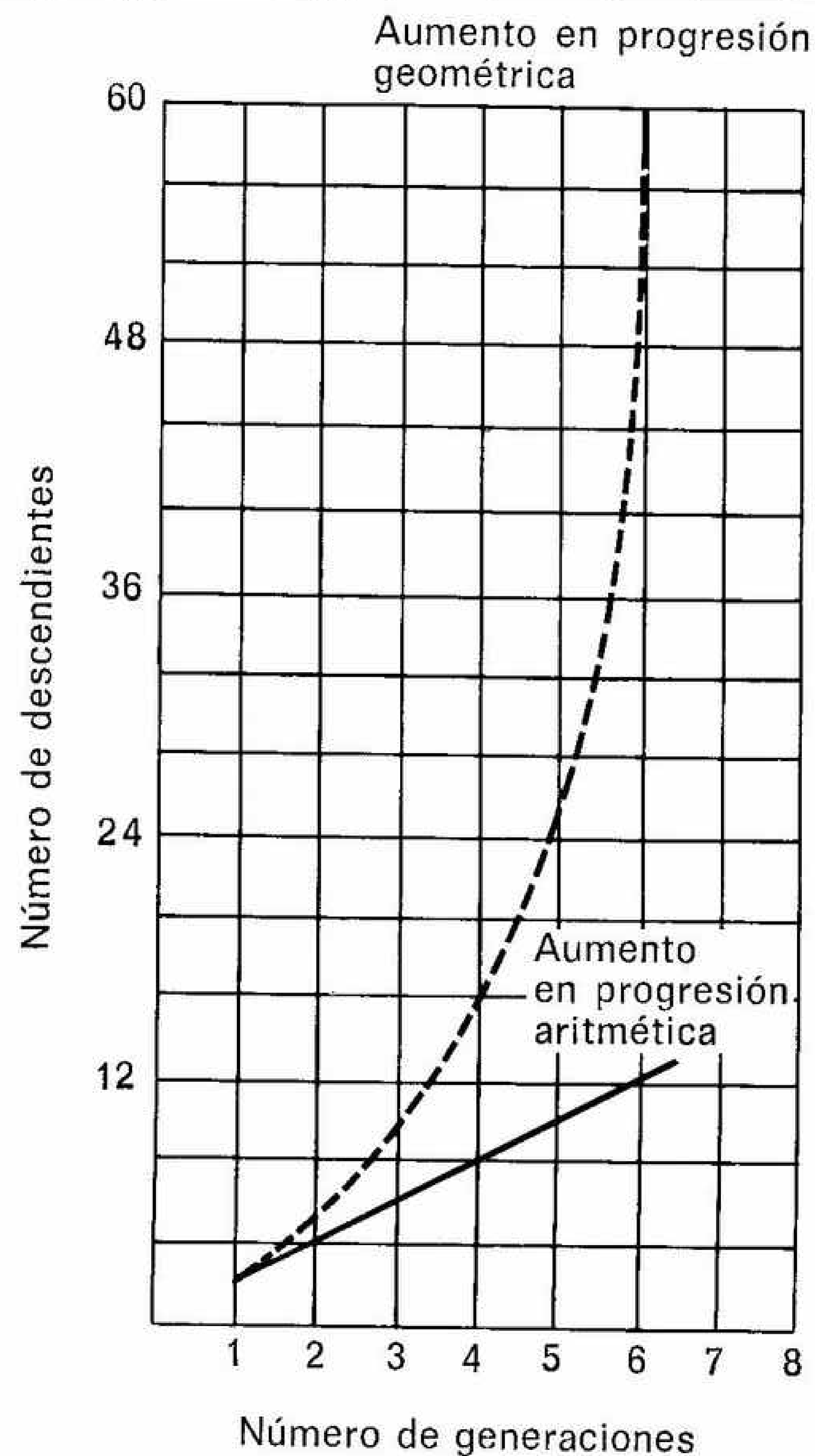


Fig. 2-7. Progresión aritmética y progresión geométrica.

son inmutables, sino que las pertenecientes a un mismo género descienden linealmente de otras en general extinguidas...», escribe Darwin en la introducción de su obra. Puesto que ya hace bastante tiempo que cesaron las discusiones en torno al *Origen de las especies*, no nos detendremos a considerar la encendida polémica que despertó esta obra en todo el mundo civilizado.

Pero sí intentaremos esbozar el camino por el que Darwin consiguió llegar a sus conclusiones. Como sabemos, la idea de la descendencia ya había sido expuesta por algunos biólogos anteriores a Darwin, como, por ejemplo, Lamarck. Sin embargo, Darwin intentó buscar las causas de la evolución de las especies partiendo de una perspectiva completamente diferente. Su punto de vista era el de una persona que se dedica a la cría de animales. Y no es ninguna casualidad que él mismo se dedicara a la cría de palomas.

Es bien conocida la tradición inglesa de cría de ovejas, bueyes, caballos y perros. Todo el mundo sabía que entre la descendencia de animales de cría, o de casta, siempre se dan individuos que presentan ciertos caracteres con mayor o menor intensidad, e incluso otros nuevos. Los animales que presentan las características más deseables son escogidos para continuar la cría. Así, la "selección artificial" del criador llega a producir al cabo de cierto tiempo animales que se diferencian notablemente de la forma original, de la raza salvaje. Éste es el caso, por ejemplo, de muchas razas de perros y palomas, aunque se da también en muchos tipos de plantas comestibles o de otra utilidad.

Después de la aparición del *Origen de las especies*, Darwin continuó investigando incansablemente. He aquí algunos títulos de sus posteriores publicaciones:

1862 *Diferentes mecanismos de fecundación de las orquídeas.*
1867 *Los movimientos y sistemas de vida de las plantas trepadoras.*
1868 *Las variaciones que experimentan los animales y las plantas en domesticidad.*
1871 *La descendencia del hombre y la selección sexual.*

1872 *Manifestación de la emotividad del hombre y los animales.*
1875 *Las plantas insectívoras.*
1876 *Los efectos de la autopolinización y de la polinización cruzada en el reino vegetal.*
1877 *Diferentes formas de flores pertenecientes a la misma especie.*
1880 *La capacidad de movimiento de las plantas.*
1881 *La formación de la tierra de labranza por la actividad de las lombrices de tierra; descripción y observaciones sobre la vida de estos animales.*

Darwin se dio cuenta de que, sin ninguna influencia del hombre, en la naturaleza también se dan procesos parecidos. Se preguntó a sí mismo quién o qué hacía las funciones de criador y cuáles serían los criterios de esta selección.

Para comprender este proceso es necesario tener en cuenta una importante condición: para poder elegir es necesario que exista cierta variedad. Ya en 1838 había caído en manos de Darwin un interesante estudio de un tal Thomas Robert Malthus, *Un ensayo sobre el principio de la población*, que había sido publicado en 1798. Malthus, un párroco rural inglés, afirmaba que la humanidad tendría que enfrentarse a graves dificultades si el hombre seguía reproduciéndose, como hasta entonces, en "progresión geométrica". La producción de alimentos, en cambio, sólo podría desarrollarse, como mucho, en "progresión aritmética", es decir, linealmente. Las consecuencias serían el hambre, la miseria y la muerte, al igual que en el resto de la naturaleza: aunque, por norma, la naturaleza produce una gran cantidad de crías, tiende generalmente a alimentar siempre al mismo promedio de seres vivos; el resto perece por falta de alimento. Aunque la hembra del bacalao

llega a poner más de diez millones de huevos* a lo largo de su vida, al final de todos ellos sólo llegan a desarrollarse dos animales: una nueva pareja capaz de engendrar y de reemplazar a sus progenitores. El resto de la cría perece devorada por otros seres, de hambre o de alguna otra manera. Una amapola común puede producir cada año unas 100.000 semillas**; sin embargo, sólo llegará a desarrollarse una nueva planta en lugar de la vieja. De no ser así, en muy poco tiempo toda la Tierra estaría cubierta de amapolas...

En este punto es donde Darwin comienza a hacer sus propias conjeturas. Sabía que la *sobreproducción* de descendientes es la regla general en la naturaleza y que sólo unos pocos suelen sobrevivir. Entonces se pregunta: ¿en qué se diferencian los supervivientes de los que perecen? ¿Tienen características diferentes, o es el azar lo que determina los que sobreviven y los que mueren precozmente? ¿Es *puro azar* o se trata de un *proceso dirigido* cuyas causas pueden ser determinadas?

Además, ¿cómo se produce la muerte precoz de la mayoría de los seres vivos? Muchos caen presa de sus enemigos, otros no consiguen suficiente alimento, no encuentran cobijo o, sencillamente, son desbancados por sus propios congéneres. Pero ¿y los que sobreviven? ¿Acaso son más veloces, están mejor camuflados que sus congéneres, son menos vulnerables a las enfermedades, aprovechan mejor su alimentación, o tienen mejor olfato y pueden detectar al enemigo, o a sus presas, antes que otros miembros de su especie? Cuando la numerosa des-

---

* El promedio de huevos depositados por una pareja, o por un individuo hermafrodita, varía según las especies: la tenia, de 1 a 10.000 millones; los ascáridos, 500 millones; las ostras, 5 millones; los arenques, 200.000; la rana verde o de zarzal, 10.000; la mosca común, 1.000; la mariposa de la col, 300; las lagartijas comunes, 30.

** Entre los vegetales, la media anual de semillas o frutos por planta también varía según la especie: álamo negro, 28 millones; artemisa, 700.000; tabaco, 360.000; bolsa de pastor o mostaza silvestre, 64.000; celidonia y hierba de las golondrinas, 36.000; palmera de dátiles, 2.000; palmera de cocos, 50-70.

cendencia se enfrenta a las condiciones del medio ambiente, *generalmente serán los "mejores", los más aptos, los que consiguen sobrevivir*. En esto consiste precisamente la "lucha por la existencia" —*The struggle for life*, como había sido denominada ya por Malthus—, denominación que fue adoptada por Darwin y que siempre se ha prestado a malentendidos. La situación queda mejor descrita con la expresión *survival of the fittest*: supervivencia de los más aptos, de los mejor adaptados al entorno.

Así pues, Darwin observa que en la naturaleza se produce una selección análoga al proceso de "selección artificial" que efectúa el criador de animales: la selección de los más aptos, de los más capacitados, que está determinada por las condiciones ambientales; es decir, que existe una *selección natural* de la cría. Pero para que pueda tener lugar tal selección es necesario que se dé una sobreproducción de seres vivos.

Naturalmente, la selección sólo podrá darse si existen diferencias en las características de los descendientes de una misma especie; pero esto es algo que se da frecuentemente en todas las especies. Unos individuos resultan ser ligeramente más grandes, otros más pequeños; unos presentan una pigmentación más clara y otros más oscura; algunos pueden correr más rápidamente que el promedio de sus congéneres; algunas plantas presentan más ramificaciones que otras; este animal es más miedoso, aquél más agresivo... Estas diferencias, que Darwin denomina *variaciones*, pueden poner al ser vivo en una situación ventajosa o desfavorable. En el último caso no estará en condiciones de superar las dificultades que le presente su entorno o de afrontar la competencia de otros seres, por lo que pasará a formar parte de aquellos que sucumben antes de tiempo.

En cambio, las variantes favorables que mejoran la adaptación al medio de un ser vivo permiten su supervivencia, su elección en el proceso de selección natural. Es importante observar que la selección natural en sí no produce nada nuevo: se limita a "escoger" entre la oferta de variaciones que presenta cada generación.

Esto nos conduce necesariamente a la pregunta: ¿entonces, por qué se producen siempre nuevas variaciones? Y, lo que es más importante todavía, ¿son hereditarias estas variaciones? Como en el caso de Lamarck, las conclusiones de Darwin sobre la evolución de las especies sólo podrían tener sentido si las variaciones fueran hereditarias. El propio Darwin afirma al principio de su obra: «Toda variación que no sea hereditaria carece de significado para nuestras consideraciones.»

Charles Darwin considera dos tipos de variaciones. Primero, las que *están condicionadas por el medio*, o sea, por las condiciones del hábitat, como, por ejemplo, la inclinación de ciertos arbustos a causa del viento dominante, un desarrollo disminuido a causa de un suelo pobre o pedregoso, la coloración de las plumas de algunas aves debida a su alimentación, la formación de callosidades en manos y pies debido a su continua utilización, el bronceado de la piel por una constante exposición al sol, etc. A este tipo de variaciones Darwin contrapone las *modificaciones espontáneas*, como, por ejemplo, la generación repentina de una oveja paticorta, o que salgan flores rojas en lugar de blancas. Darwin consideraba que ambos tipos de variaciones eran hereditarias, aunque en diferentes grados*.

Para una mejor comprensión del tema es necesario que anticipemos algo: Darwin estaba equivocado en cuanto a las *modificaciones condicionadas por el medio*, puesto que —como tendremos ocasión de ver en el próximo capítulo— éstas no son hereditarias**. Sin embargo,

* De la siguiente cita podemos deducir que Darwin daba mucha más importancia a las variaciones espontáneas: «A un criador de palomas que desea reducir el tamaño de sus animales no se le ocurrirá para conseguirlo hacerlas pasar hambre; más bien seleccionará para los posteriores cruzamientos aquellos individuos que espontáneamente hayan tenido un menor desarrollo.»

** Modificaciones: véanse págs. 128 y ss.

las *modificaciones espontáneas* sí son hereditarias*, aunque lo cierto es que Darwin no tuvo muy en cuenta el significado de este tipo de variaciones, llegando finalmente a ignorarlo por completo. En esto precisamente reside el punto más débil de la concepción darviniana.

Pero esto no debe desviarnos de nuestra intención inicial, que es tratar de seguir el hilo de su pensamiento. Partamos de que las variaciones son hereditarias. Más adelante volveremos a ocuparnos de ellas.

Para ilustrar su manera de pensar vamos a interpretar el ejemplo de las jirafas de Lamarck según la concepción darviniana. Los antepasados de las jirafas, al igual que todos los ungulados que conocemos, tenían el cuello normalmente corto. Sin embargo, entre sus descendientes se produjeron esporádicamente algunos individuos con el cuello más largo y, gracias a esto, eran capaces de alcanzar más alto y obtener más forraje, de manera que en tiempos de escasez pudieron sobrevivir mientras que sus congéneres perecían de hambre *(selección natural)*. Al estar mejor alimentadas, estas jirafas con el cuello más largo no sólo tuvieron más crías, sino que también podían huir más rápidamente del enemigo que las jirafas de cuello corto y constitución más débil. La característica del cuello largo se transmitió hereditariamente a la siguiente generación, en la que se dieron muchos más individuos de este tipo que en la anterior. La competencia entre las jirafas de cuello largo conduciría también a una selección de las más "cuellilargas". Esta manera de interpretar la evolución pronto llegaría a ser denominada "darvinismo". Podríamos resumirla de la siguiente manera:

- Existe una sobreproducción de descendientes en las diferentes especies. Sin embargo, el número de individuos que componen las poblaciones permanece constante a través de las generaciones, por lo que puede deducirse que la mayoría de los descendientes perece de forma precoz.

* Mutaciones; véanse págs. 122 y ss.

Surge entonces la pregunta: ¿qué es lo que causa la muerte de estos individuos? ¿Son determinados individuos los que sucumben o sobreviven, o todo es producto del azar?

- Los descendientes de una especie particular se diferencian entre sí, en mayor o menor grado, por una serie de características y formas de comportamiento, lo que les condiciona a estar más o menos capacitados para defenderse en el medio o hábitat en que han nacido. Estas *variaciones* son hereditarias.
- En la "lucha por la existencia" *(struggle for life)* prevalecerán los más aptos *(survival of fittest)*; los menos aptos serán víctimas de sus enemigos, de la falta de alimento o de otras condiciones ambientales. Los más aptos transmiten hereditariamente a sus descendientes los caracteres favorables, que están "grabados" en su patrimonio hereditario. Este proceso se repite de generación en generación.

Darwin fue el primero en interpretar la evolución como un proceso dinámico entre dos fuerzas opuestas: la sobreproducción y la selección. Según él, se trataba de un proceso bigradual: las variaciones hereditarias proporcionan la materia prima del proceso evolutivo; la selección natural elimina. Sin embargo, una característica o cualidad que hoy resulta positiva puede convertirse mañana en desventaja, ya que el entorno se halla en un proceso de continuo cambio. Así, por medio de las variaciones y la selección, las estructuras de animales y plantas permanecen flexibles y van acomodándose a los cambios del entorno. El resultado de este proceso es lo que se denomina "adaptación".

Cuando se llega a comprender esta relación es posible reconocer con bastante claridad en el árbol genealógico de los caballos el avance "a ciegas" de la antigua estructura del caballo (véase pág. 34), amoldándose a las nuevas circunstancias de un entorno cambiante (recordemos aquí el retroceso de los bosques y el avance de las estepas en la época del *Merychippus* y sus parientes).

Las mayores objeciones a la teoría de Darwin fueron de tipo emocional, dirigidas principalmente contra su concepción de la *struggle for life*. Como hemos mencionado anteriormente, el concepto que denota esta expresión queda mejor reflejado en el término de *survival of the fittest*, pero de todos modos vamos a considerar un poco más detenidamente esta —al parecer tan temida— "lucha por la existencia". La lucha se entabla en primer lugar entre los miembros de una misma especie, que presentan las mismas necesidades frente a su entorno. No se trata de una lucha entre el zorro y el ratón, ni de saber cuál de los dos sobrevivirá, sino de cuál es el ratón que cae presa del zorro o es víctima del hambre, del frío o de los parásitos, y también de qué ratón es el que consigue defenderse de todos estos peligros. ¡Esto es precisamente la selección! El zorro, el hambre o el frío no son más que factores o mecanismos de esta selección.

No hay que ignorar, sin embargo, que también los seres de constitución más débil pueden llegar a sobrevivir en la "lucha por la existencia", sobre todo cuando estos animales se asocian en grupos. Quien haya leído las descripciones de Konrad Lorenz sobre la sociedad de las grajillas* sabe que en este caso la unión hace la fuerza. También los delfines nos dan un ejemplo de asociación.

Un escéptico recalcitrante podría preguntar ahora si la "lucha por la existencia" es un hecho real o sólo una

* Konrad Lorenz, «Sempiternos camaradas», en *Hablaba con las bestias, los peces y los pájaros*.

"idea" inventada por Darwin. Cuando el ornitólogo británico D. Lack* publicó en 1942 los resultados de sus investigaciones sobre los petirrojos llegó a sorprender incluso a sus propios colegas. Se sabe que estos petirrojos son capaces de vivir en cautividad y bien cuidados hasta once años. En cambio, en el bosque su esperanza de vida no llega ni al año. Bajo la protección del hombre un mirlo puede llegar a alcanzar los veinte años; en libertad el promedio de vida es tan sólo de año y medio.

Uno de los primeros críticos objetivos de Darwin, el naturalista inglés Jenkin, exponía ya en 1867 el argumento que resumimos a continuación: una hembra de salmón pone dos millones de huevos; 1.999.998 de las crías perecen y dos sobreviven: ¿son realmente estos dos las mejores "variantes"? No siempre vence el más fuerte, no siempre gana el más rápido; pero ésta es la regla general. Aunque no sea lo más normal, puede darse el caso de que un conejo muy lento sobreviva por no haber sido detectado por sus depredadores. Los dos salmones supervivientes pertenecerán muy probablemente al grupo de los "mejores", pero podría darse el caso —aunque fuera muy raramente— de que pertenecieran al grupo de los "peores". Aun así, esta última posibilidad no llega a refutar la tesis de Darwin, como Jenkin parecía creer. Los procedimientos de selección son procesos estadísticos, aunque esto sólo llegó a establecerse más adelante, a la luz de una nueva ciencia: la genética.

La suerte también es un factor a tener en cuenta [illegible]

* David Lack ha descrito ampliamente la historia del petirrojo en su libro *The Life of the Robin*, publicado en Londres en 1965.

III. GENÉTICA

JOHANN GREGOR MENDEL: EL COMIENZO DE UNA CIENCIA

Casi al mismo tiempo que Darwin publicaba su *Origen de las especies*, el monje Gregor Mendel se afanaba en la abadía de Brünn en descifrar ese conjunto de procesos que denominamos comúnmente transmisión hereditaria: lo que hace que los descendientes se asemejen a sus progenitores, ya se trate de animales, de plantas o de seres humanos. Un gran número de investigadores, eruditos y expertos criadores de animales y plantas, a pesar de su enorme esfuerzo, había fracasado en su empeño por descifrar el enigma.

Mendel, sin embargo, no se desanimó. Consiguió por fin reducir la ilimitada cantidad de características hereditarias que, en su multiplicidad, presentan los seres vivos, a unos cuantos procesos básicos. «Pero se necesita bastante coraje», escribía en 1866*, «para emprender tan ardua tarea; sin embargo, parece ser el único camino válido para conseguir al fin la respuesta a una pregunta cuya impor-

* En su única publicación importante: *Experimentos sobre las plantas híbridas*. Híbrido, del latín: de doble ascendencia, mestizo.



Fig. 3-1. Johann Gregor Mendel.

tancia para la historia del desarrollo de las formas orgánicas no podemos ignorar.»

Él solo, en el huerto de treinta y cinco metros de largo por siete de ancho situado junto al muro del patio del convento agustino de Brünn, desarrolló toda una serie de ingeniosos y bien estructurados experimentos que le condujeron al descubrimiento de lo que posteriormente se ha denominado como *leyes de Mendel*, o principios de la transmisión de los caracteres hereditarios. El párrafo citado nos demuestra que Mendel era consciente de la importancia y significado de su descubrimiento. Y, de hecho, todos los puntos débiles de la teoría de Darwin eran debidos a su desconocimiento de las leyes de la genética. Pero los resultados de Mendel nunca llegaron a manos de Darwin...

Johann Mendel nació el 22 de julio de 1822 en Heinzendorf, pueblecito de la antigua Silesia austríaca —hoy Checoslovaquia—, hijo de un campesino pobre. Tomó el nombre de Gregor al ingresar en el convento agustino de Santo Tomás, en Brünn, en 1843. Cuatro años después era ordenado sacerdote. En 1854 comenzó a trabajar

como profesor de física y ciencias en un instituto oficial de la ciudad, puesto que desempeñó durante catorce años. Durante todo este tiempo Mendel realizó sus experimentos, que tuvo que abandonar al ser nombrado, en 1868, abad del convento. Murió el 6 de enero de 1884 víctima de la infección renal crónica que padecía. Su memoria caería rápidamente en el olvido.

Pero sólo hasta 1900, puesto que en el transcurso de este año tres investigadores —el holandés Hugo de Vries, el alemán Carl Correns y el austríaco Erich von Tschermak— redescubrieron, cada uno por su lado, las leyes que Mendel había formulado treinta y cinco años antes.

En marzo de 1865 Mendel dio a conocer a un reducido pero interesado y expectante auditorio, en el que se encontraban algunos famosos eruditos, los resultados de ocho años de experimentos de cruzamiento. Pero, como consta en el acta de la conferencia, «no se hicieron preguntas ni hubo lugar a ninguna discusión». Tampoco cambiaron las cosas cuando al año siguiente fue publicado el texto de su conferencia. Mendel no llegaría a ser comprendido en su época.

Para sus experimentos Mendel se hizo enviar de diversos proveedores 34 diferentes tipos de semillas de guisantes, de los cuales seleccionó 22 después de dos años de pruebas. El naturalista sabía que estas plantas se autopolinizan y sólo cuando transmitían ciertas características con constancia y sin alteraciones a sus descendientes, las utilizaba en sus experimentos. Así podía estar seguro de que estaba cruzando plantas *homocigóticas**.

Al contrario que sus predecesores, Mendel no intentó estudiar un gran número de caracteres hereditarios, sino que se limitó a considerar pares de caracteres, como por

* Del griego *homos*, igual, semejante, y *zygon*, unión, vínculo. El significado de heterocigótico se deduce también del prefijo griego *heteros*: distinto, diferente.

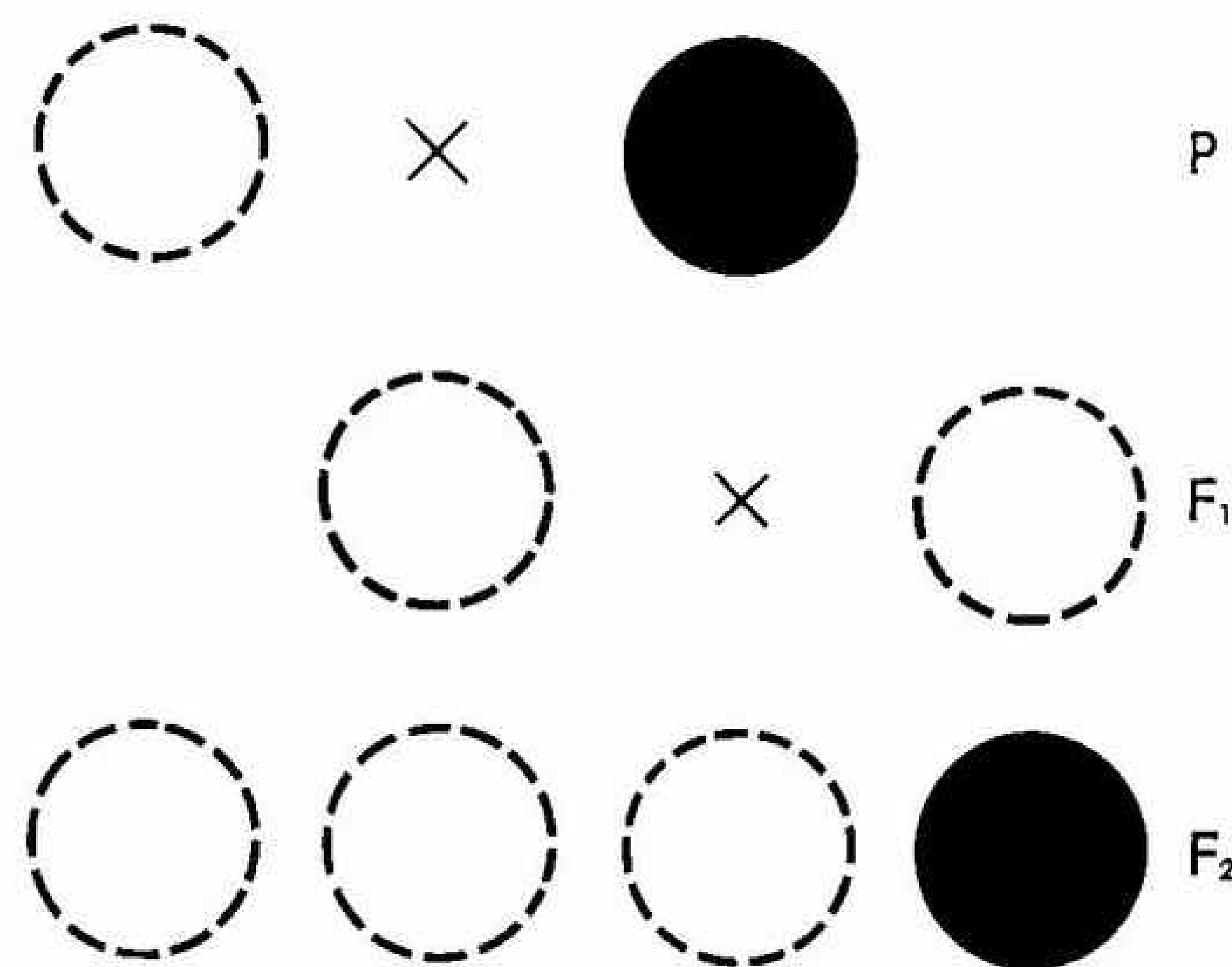


Fig. 3-2. Para la representación esquemática de los cruzamientos se utiliza la letra *P* (del latín, *parentes*) para denominar a los padres; y las letras F_1, F_2, etcétera (de la palabra latina *filia*: hija) para representar a la primera, segunda, etc., generaciones de descendientes.

ejemplo semillas de superficie lisa o rugosa, de color amarillo o verde*; flores rojas o blancas, etc.

En uno de sus primeros experimentos Mendel cruzó plantas de semillas amarillas con plantas de semillas homocigóticas verdes. Resultado: todas las semillas que se obtuvieron de este primer cruce eran amarillas.

¿Se había perdido el carácter "verde"? Para estudiar esta cuestión Mendel crió las plantas a partir de las semillas amarillas que había obtenido (F_1) y las cruzó entre sí. El resultado fue que en la siguiente generación (F_2) volvía a aparecer el carácter "verde", aunque sólo en proporción de 1/3 respecto al carácter "amarillo": Mendel se había

* El color de las semillas de los guisantes se debe al color de los cotiledones del embrión —que ya se encuentran en el núcleo de la semilla—, por lo que constituye un carácter de la próxima generación. Esto puede aplicarse también a otros caracteres, como liso o rugoso.

preocupado de calcular la distribución de los caracteres analizados entre los descendientes, algo que hasta entonces no había hecho nadie.

Pero ¿cómo se podía interpretar este cruzamiento y la proporción de 3:1 en la generación F_2? Es aquí donde se pone de manifiesto el modo serio y sistemático en que trabajaba Mendel, avanzando en su investigación poco a poco, y siempre basándose en resultados anteriores seguros. Su análisis del cruce de guisantes con "color de la semilla amarillo × verde" fue realizado de la siguiente forma:

1. Los descendientes F_1 de los padres *P* homocigóticos, a pesar de que sólo se parecen a uno de los padres, ya no conservan tal característica, sino que son heterocigóticos, pues de no ser así no podrían transmitir el *factor hereditario* "verde" a la generación F_2. Por tanto, Mendel distingue estrictamente entre *caracteres* y *factores hereditarios**; los factores hereditarios vendrían a ser la "receta" o conjunto de instrucciones que hacen posible que se reproduzca un determinado carácter.
2. La ausencia del carácter "verde" en la primera generación filial F_1 se debe a que el factor hereditario para el "amarillo" es dominante; el factor hereditario para "verde" se comporta en este caso de modo recesivo frente al factor hereditario para "amarillo". Para distinguirlos, Mendel anota el factor dominante con una letra mayúscula y el recesivo con una minúscula.
3. Los individuos de la generación F_1, como híbridos que son, tienen que haber heredado de sus padres un factor verde y otro amarillo. Su fórmula hereditaria *Gg* determina, por tanto, que son *híbridos* o *heterocigóticos*.
4. Si cada individuo de la generación F_1 contiene dos factores para determinar el color de la simiente, lo mismo

* Para Mendel, "factores"; para la biología moderna, "gen". La raíz latina "gen" significa generar, crear. Más adelante utilizaremos preferentemente la denominación moderna.

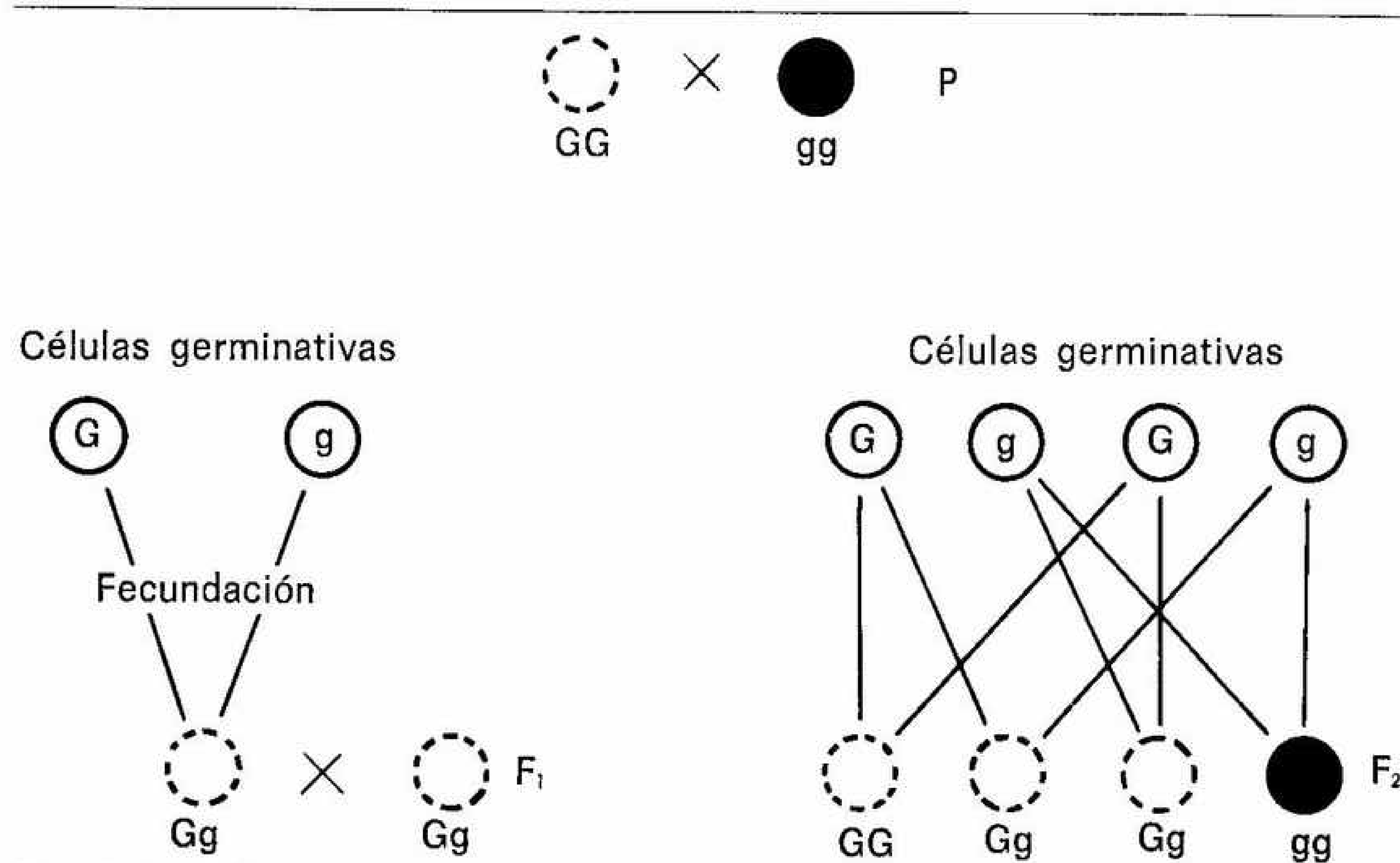


Fig. 3-3. Véase la explicación en el texto.

ha de ocurrir con los padres y, puesto que son homocigóticos, su fórmula hereditaria ha de ser *GG* o, alternativamente, *gg*.

5. El cruce entre plantas puede efectuarse de dos maneras: transportando el polen de una planta de semillas verdes a otra de semillas amarillas, o viceversa. Mendel se preguntaba si los híbridos resultantes serían diferentes o no. Por esto, desde el principio, efectuó todos los cruzamientos de manera "recíproca"; sin embargo, no observó ningún cambio. Una y otra vez se confirmaba que *los descendientes de plantas homocigóticas en la generación* F_1 *eran siempre iguales entre sí, incluso si se realizaba un cruzamiento recíproco**.

6. Mendel descubrió también otra propiedad importante. Cuando los padres y los descendientes contienen dos factores hereditarios para un carácter, sus células generativas* sólo "pueden" contener un factor: en la fecundación se unen de nuevo los dos factores hereditarios. Mendel descubre aquí el mecanismo de la meiosis ¡a pesar de que este proceso sólo llegaría a poderse observar años más tarde!

7. Finalmente, Mendel esquematizó todas sus conclusiones mediante letras que correspondían a los diferentes factores hereditarios, de manera que era posible representar e interpretar todas las condiciones observadas; e incluso hacer predicciones sobre los resultados de los consecutivos cruzamientos, lo que constituye un importante criterio a la hora de comprobar la veracidad de una teoría científica. Al elaborar estos esquemas, Mendel descubrió otro interesante fenómeno. En el proceso de formación de las células reproductoras de los híbridos se producen los diferentes gametos** en igual número; es decir, en el híbrido *Gg* se formará un número igual de gametos con el factor hereditario *G* que con el factor *g*. En la fecundación las células reproductoras masculinas y las células reproductoras femeninas se unen de modo aleatorio, sin ningún tipo de preferencia.

Sin embargo, Mendel no quedó satisfecho con estos resultados. ¿Cómo podría demostrar la fórmula hereditaria de las plantas de la generación F_2? Esto no representaba ninguna dificultad con las plantas recesivas de semillas verdes, puesto que al ser de raza pura sólo "podían" generar, al autopolinizarse o cruzarse entre sí, plantas con semillas verdes. Esto se verificaba siempre en sus experimentos.

* Carl Correns denominaría después este principio de uniformidad como "primera ley de Mendel".

* Los óvulos y los granos de polen. A estas células sexuales o reproductoras se les denomina también "gametos", independientemente de su carácter masculino o femenino.

** Células para la reproducción sexual que se unen por parejas en el momento de la fecundación. (Del griego *gametes*: esposo.)

Lo que suponía un problema eran las plantas con semillas amarillas. ¿Eran *GG* o *Gg*? Las dos plantas tendrían la misma apariencia externa o, como expresamos actualmente, el mismo *fenotipo**. En cambio, su fórmula hereditaria, su *genotipo*, es diferente. Mendel pretendía demostrar que de una generación F_2 compuesta, por ejemplo, de 600 individuos, 400 tenían que ser híbridos (o heterocigóticos) y 200 de raza pura (homocigóticos); ¿cómo podría demostrarlo?

Con el mismo sistema que con las semillas verdes: mediante la autopolinización de las plantas a que dieran lugar. Si en las vainas que produjeran las plantas se encontraban semillas amarillas, es que eran homocigóticas; si las semillas presentaban los caracteres en una proporción de 3 amarillos por 1 verde, es que eran híbridas, puesto que $Gg \times Gg$ = 3 guisantes amarillos: 1 guisante verde (véase

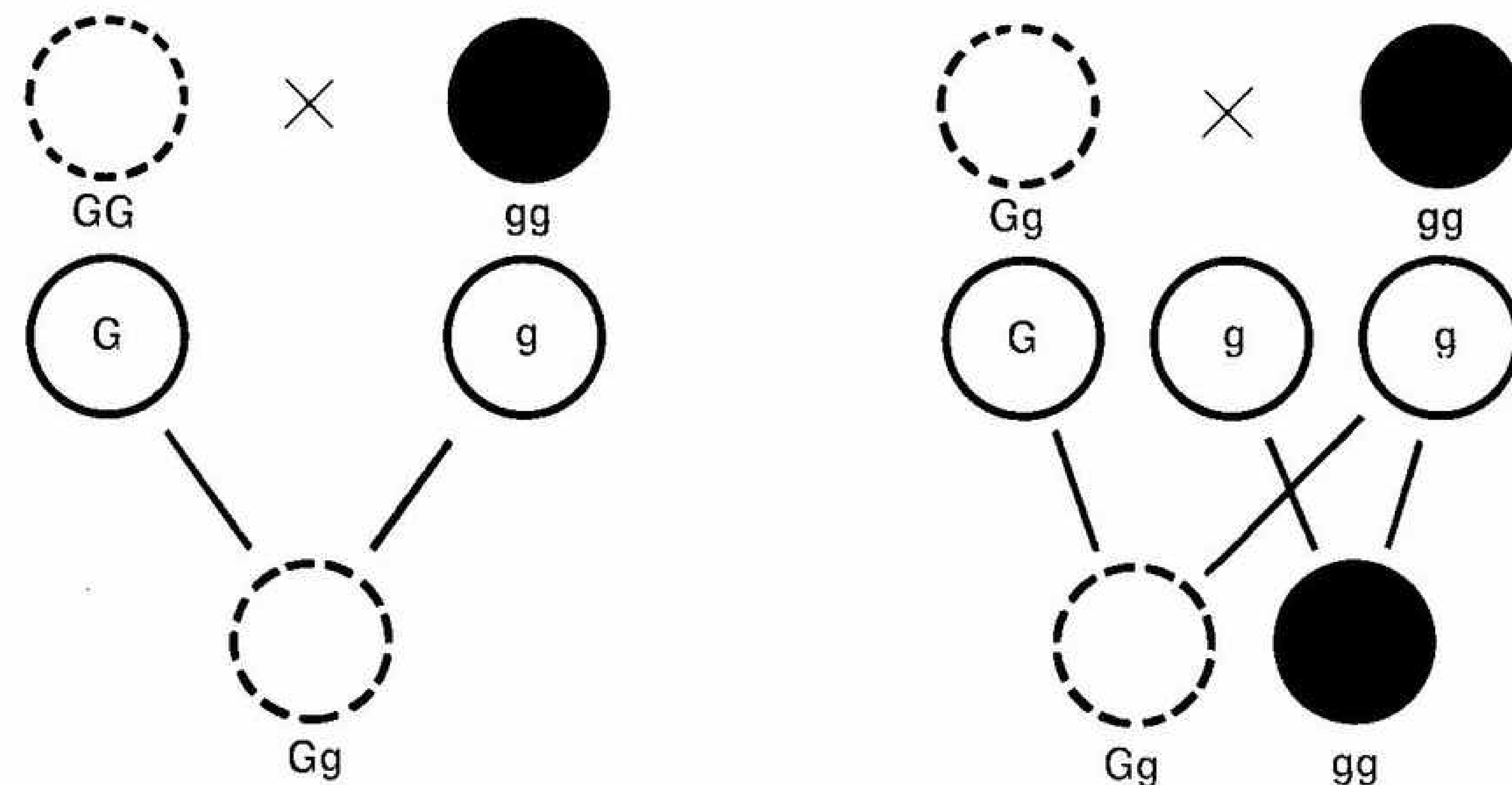


Fig. 3-4. Retrocruzamiento mendeliano.

* *Fenotipo*: de la raíz griega *phainein* (mostrarse, aparecer) y del latín *typus* (modelo, acuñación); *genotipo*: del griego *gen*, generar; constitución genética de un organismo.

la tabla de la pág. 96). Posteriormente, cuando los genotipos con los que experimentaba Mendel fueron haciéndose más complejos, ideó un nuevo sistema: el retrocruzamiento. En nuestro sencillo ejemplo esta estrategia nos resultará fácil de comprender.

La cuestión era: ¿tiene un determinado guisante amarillo la fórmula hereditaria (genotipo) *GG* o *gg*? La respuesta de Mendel es: crúcese la planta "hacia atrás", es decir, con sus antepasados homocigóticos recesivos, puesto que sabemos con toda seguridad que éstos tienen la fórmula *gg*. En este último cruce sólo hay dos posibilidades: si todos los guisantes que se producen son amarillos, entonces la planta en cuestión tenía la fórmula *GG*, o sea, que era de raza pura; si se producen guisantes amarillos y verdes en una proporción de 1:1, es que la planta era híbrida, es decir, tenía la fórmula *Gg**. Este método se sigue empleando actualmente para la cría de animales y para el cultivo de plantas.

Para eliminar la posibilidad de que los resultados pudieran deberse a un caso aislado, Mendel llevó a cabo otros seis cruzamientos —cuyos resultados nos muestra la tabla de la pág 96 —obteniendo siempre los mismos resultados, pese a tratarse de diferentes caracteres: los individuos de la generación F_1 eran todos iguales, y en la generación F_2 se daba siempre una proporción de 3 a 1 entre los portadores de un carácter determinado. Mendel comprobó también su fórmula hereditaria mediante la autopolinización de las plantas desarrolladas a partir de las semillas de la generación F_2, de la misma manera que ya hemos descrito para las plantas del primer cruzamiento.

* Los resultados originales obtenidos por Mendel en este experimento fueron: de 519 plantas desarrolladas a partir de semillas amarillas, 166 produjeron exclusivamente semillas amarillas, mientras que las restantes 353 presentaron la división prevista: 1 guisante amarillo: 1 guisante verde.
Es decir, 166 *GG* : 353 *Gg* = 0,96 *GG* : 2,04 *Gg*; siendo la proporción prevista de 1 *GG* : 2 *Gg*.

Sólo entonces se dio por satisfecho, aunque únicamente en cuanto al cruzamiento de individuos que se diferencian en un solo carácter*.

Una vez seguro de comprender el proceso de esta "herencia monohíbrida", pasó a combinar dos pares de caracteres**. Cruzó plantas homocigóticas de semillas lisas y amarillas con plantas que procedían de semillas verdes y rugosas. ¿Qué esperaba obtener en la primera generación? (véase fig. 3-5).

"Mestizos uniformes" que presentasen los caracteres dominantes. Y eso fue precisamente lo que obtuvo.

Mendel cruzó entonces entre sí los híbridos de la generación F_1***. ¿Qué tipos de células generativas se producirían? La célula reproductora podía ser portadora del gen *G* o del gen *g*. A su vez, de la pareja de genes *Rr* del genotipo, el gen *R* puede ir a parar a una célula reproductora con el gen *g* o *G*, dando lugar a *GR* o *gR*; y, según Mendel, las mismas posibilidades se dan para el gen *r*, pudiéndose formar una célula reproductora *gr* o *Gr*. Así pues, los híbridos de la generación F_1 producen en igual proporción cuatro células reproductoras diferentes: *GR*, *gR*, *Gr* y *gr*.

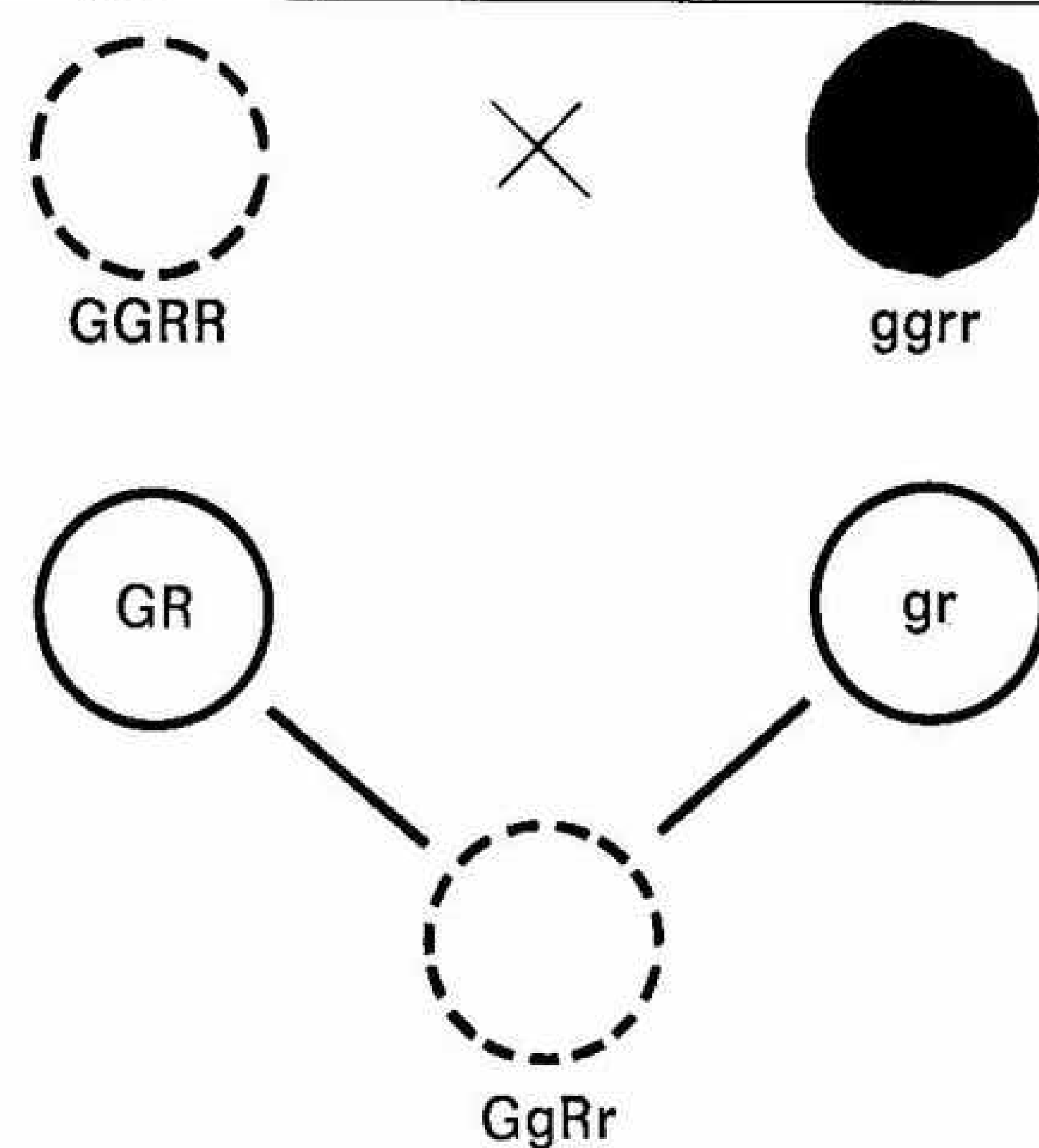


Fig. 3-5. Herencia dihíbrida.

* En estos casos se habla de herencia monohíbrida.
** Herencia dihíbrida.
*** Por autopolinización.

En el cruzamiento se unen las células reproductoras de los granos de polen con las correspondientes células de los óvulos, originándose $4 \times 4 = 16$ posibles combinaciones. La figura 3-6 nos permite apreciarlas con facilidad. Para la generación F_2 esperamos una proporción de 9 guisantes amarillo-lisos/3 amarillo-rugosos/3 verdes-lisos y 1 verde-rugoso. Mendel demostró que esta predicción también era correcta*:

Sus guisantes de la generación F_2 eran

315 lisos y amarillos	9,06
101 rugosos y amarillos	2,91
108 lisos y verdes	3,11
32 rugosos y verdes	0,92
556	16,00

Hay que señalar que Mendel mostró con sus experimentos el camino científico para la obtención planificada de nuevas especies. Como ejemplo tenemos los guisantes amarillos rugosos, o los lisos y verdes, que no eran una variedad inicial, sino que fueron obtenidos por cruzamiento. Estos caracteres —según el decir de algunos criadores hoy día— han sido "mendelados" en la generación F_2.

Al final de su investigación Mendel se centró exclusivamente en buscar la solución a un problema que ya hemos

* Carl Correns denominó a la segregación de caracteres que se produce en los cruzamientos como "segunda ley de Mendel", o "principio de la segregación o disyunción de los genes".

Experimentos con guisantes realizados por Mendel sobre la herencia monohíbrida

Experimento n.°	Cruzamiento	Resultados en la generación F_2
1	plantas con semillas amarillas × plantas con semillas verdes	6.022 semillas con cotiledones amarillos: 2.001 semillas con cotiledones verdes ≙ 3,002: 0,997
2	plantas con semillas lisas × plantas con semillas rugosas	5.474 de semilla lisa: 1.850 de semilla rugosa ≙ 2,989: 1,01
3	plantas con la piel de la semilla gris × plantas con la piel de la semilla blanca	705 de semillas grises: 224 de semillas blancas ≙ 3,035: 0,964
4	plantas con vainas infladas × plantas con vainas constreñidas	882 con vainas infladas: 299 con vainas constreñidas ≙ ≙ 2,987: 1,012
5	plantas con vainas verdes × plantas con vainas amarillas	428 con vainas verdes: 152 con vainas amarillas ≙ 2,951: 1,048
6	plantas con flores axilares × plantas con flores terminales	651 con flores axilares: 207 con flores terminales ≙ 3,034: 0,965
7	plantas con el tallo largo × plantas con el tallo corto	787 de tallo largo: 277 de tallo corto ≙ 2,958: 1,041
		Todas las plantas de la generación F_2 fueron comprobadas mediante la autopolinización

señalado al principio. Evidentemente, los gametos no transmiten los genes (o factores hereditarios) de ambos caracteres, sino únicamente los de uno de ellos; por ejemplo, el gen G para el color amarillo de la semilla, o el gen *g* para el color verde. En la fecundación se combinan estos factores hereditarios. Este fenómeno queda expresado de forma muy clara en la tercera ley de Mendel: *los "factores" son transmitidos de forma hereditaria independientemente unos de otros* (ley de la herencia independiente de los caracteres)*.

♀ \ ♂	GR	Gr	gR	gr
GR	GGRR	GGRr	GgRR	GgRr
Gr	GGRr	GGrr	GgRr	Ggrr
gR	GgRR	GgRr	ggRR	ggRr
gr	GgRr	Ggrr	ggRr	ggrr

Fig. 3-6. Cuadro de combinaciones de la herencia dihíbrida mendeliana.

Hasta el redescubrimiento de las leyes de Mendel se había creído que la transmisión hereditaria era una especie de mezcla continua de caracteres, como mezclar vino tinto y blanco, por ejemplo. En cambio, Mendel comprendió por primera vez que los factores hereditarios son unidades independientes, que pueden dar lugar a nuevas combinaciones, pero sin mezclarse nunca entre sí.

Los genes son unidades que permiten sucesivas recombinaciones.

* En relación con el ligamiento y reacoplamiento de caracteres, véase la pág. 103.

Cromosomas.

THOMAS HUNT MORGAN: MEDICIONES EN LOS CROMOSOMAS

Poco después del redescubrimiento de las leyes de Mendel, los procesos de la división celular, de la divisón de la célula reproductora madura y de la fecundación* eran suficientemente conocidos para que una comparación entre el comportamiento de los cromosomas y de los factores o genes que Mendel había representado simbólicamente condujera a la conclusión de que los *cromosomas eran los portadores de los genes*. El americano Sutton y el zoólogo alemán Boveri fueron los primeros en describir este hecho en 1903-1904, en la obra titulada *Teoría cromosómica de la herencia*.

Mendel había descubierto que los genes eran unidades combinatorias independientes, pero ¿era válido este principio de independencia para los genes que se encontraran en un mismo cromosoma?

Precisamente por aquella época el biólogo americano Thomas Hunt Morgan** comienza a ocuparse de la cuestión de la transmisión hereditaria. Le parecía que los resultados que hasta entonces se habían obtenido eran excesivamente "simplistas", demasiado fáciles; no podía creer que los dos factores que constituyen una pareja de genes no llegaran a influenciarse mutuamente. Ya en 1905 Morgan afirma: «Cruzados una vez, impuros para siempre.» Además, se preguntaba: «¿Están los genes en el cromosoma revueltos como en un cajón de sastre, o mantienen un orden determinado?»

En 1909 comienza un estudio de genética con un nuevo objeto de experimentación: la diminuta mosca de la

* Observados por primera vez por Richard Hertwig en un huevo de erizo de mar.
** Thomas Hunt Morgan (1866-1945), destacado genetista americano. Fue Premio Nobel en 1933.

con la Drosophila



Fig. 3-7. Thomas Hunt Morgan.

fruta *Drosophila*. Mientras que Mendel había tenido que esperar durante meses a que se desarrollara una nueva generación, la mosca de la fruta es capaz de producir una generación cada dos o tres semanas siempre que esté "bien cuidada", lo que no resulta difícil, pues tan sólo requiere un tarro de cristal y un poco de puré de plátano o sémola al que hay que añadir una gota de levadura.

Para poder hacernos una idea de la importancia de Morgan para el avance de la genética, vamos a desglosar uno de sus experimentos en diferentes fases, aunque en la realidad se trata de un solo experimento de cruzamiento.

1. Morgan cruzó una hembra de *Drosophila*, de raza pura, gris con ojos rojos, con un macho, también de raza pura, negro y con ojos naranjas. Todas las moscas de la generación F_1 eran híbridos de color gris y ojos rojos: los caracteres "ojos rojos" y "cuerpo gris" corresponden a factores hereditarios dominantes. $GGRR \times ggrr = GgRr$*.

* *G* color del cuerpo, gris.
g color del cuerpo, negro.
R color de los ojos, rojo.
r color de los ojos, naranja.

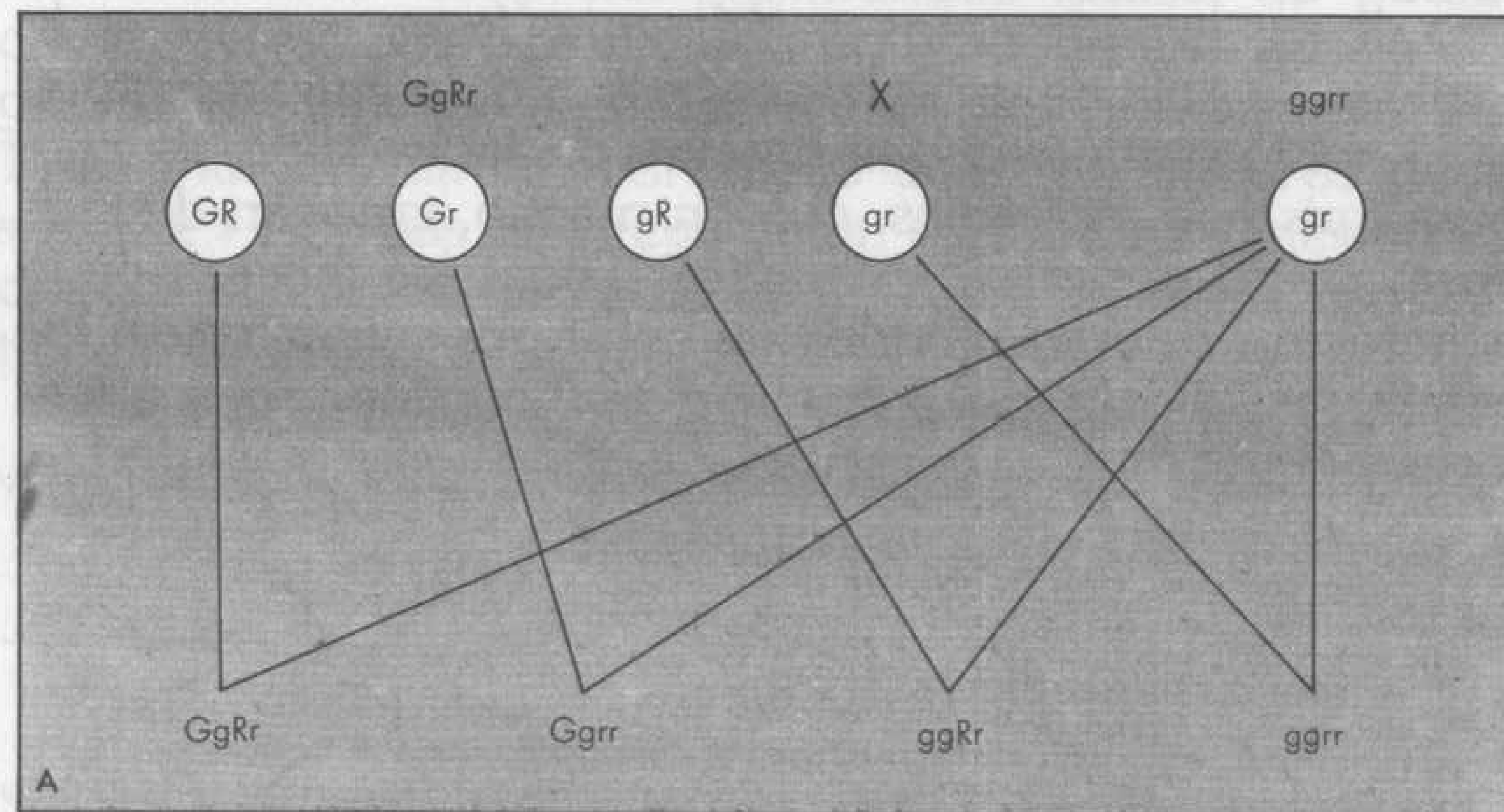
Posteriormente, las hembras mestizas *GgRr* fueron retrocruzadas con machos recesivos de raza pura *(ggrr)*. ¿Qué distribución de caracteres podría esperarse en la descendencia de este nuevo cruzamiento? (véase fig. 3-8 B).

Por lo que se sabe hoy, era de esperar igual proporción de crías grises con ojos rojos, grises con ojos naranjas, negras con ojos rojos y negras con ojos naranjas. ¿Y qué obtuvo Morgan en su experimento? Tan sólo dos tipos con un número igual de especímenes: moscas grises con ojos rojos y negras con ojos naranjas. ¿Cómo podía ser esto?

Si se hubiera tratado de un cruzamiento de monohíbridos, efectivamente, sólo podrían esperarse dos formas; pero aquí se trataba de la transmisión hereditaria entre dihíbridos. Entonces, ¿cómo explicar este resultado?

Morgan razonó de la siguiente manera: existen dos pares de genes, pero en realidad se "comportan" como uno solo, es decir, que —según la teoría de los cromosomas— forzosamente han de encontrarse en el mismo cromosoma. Tanto *G* y *R*, por un lado, como *g* y *r*, por otro, están ligados entre sí. Partiendo de esta hipótesis, Morgan pudo interpretar los resultados de su experimento (véase fig. 3-8 B).

Sin embargo, hasta ahora no hemos tenido en cuenta



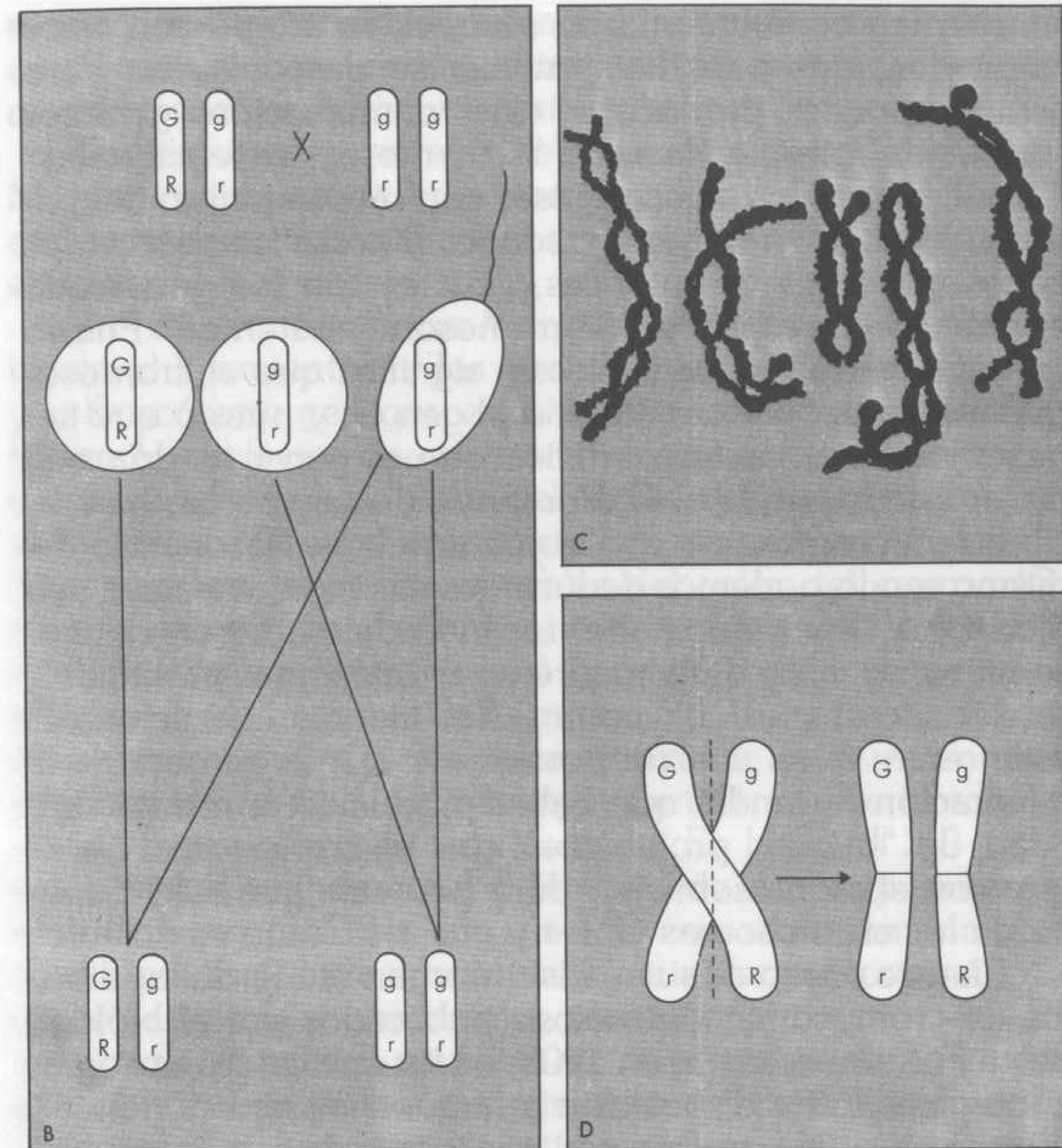


Fig. 3-8. *A)* Distribución de caracteres prevista en el retrocruzamiento dihíbrido de la *Drosophila*. *B)* Interpretación del experimento que hace Morgan basándose en los ligamientos. *C)* Quiasmas observados por Janssens. *D)* Interpretación de Morgan del *crossing-over*.

un detalle esencial de los resultados de este experimento: aparte de los dos tipos ya mencionados aparecieron también, en una proporción del 9 % y con igual frecuencia, moscas grises con ojos naranjas y moscas negras con ojos rojos. Morgan, que no estaba bien predispuesto hacia la

sencilla ley combinatoria de Mendel, se alegró con estos resultados, que parecían justificar su desconfianza. Pero ¿cómo puede producirse esta combinación genética "prohibida" que revela ese 9 % de moscas excepcionales? Consideremos las moscas grises con ojos naranjas: del padre sólo pueden haber heredado el cromosoma con los genes *g* y *r*, pero, entonces, ¿cuáles son los genes que portaba el correspondiente cromosoma materno?* Puesto que las moscas son grises, esto significa que el cromosoma tiene que haber contenido el gen *G*, y puesto que tienen ojos naranjas esto implica que el gen *r* tendría que haber estado ligado al *G*. Por tanto, dichas moscas han recibido un cromosoma con los genes *G* y *r*. Razonando del mismo modo podemos deducir que las moscas negras con ojos rojos tienen que haber recibido del padre un cromosoma con *g* y *r*, y de la madre un cromosoma "prohibido", es decir, con *g* y *R*. Y como estas moscas excepcionales están entre sí en una proporción de 1:1, la hembra de la generación F_1 tendrá que haber producido la misma cantidad de "huevos prohibidos" con el cromosoma $G + r$ que con el cromosoma $g + R$, a pesar de que sólo dispone de los cromosomas $G + r$ y $g + r$. ¿Cómo es posible?

En este punto de su análisis Morgan recuerda los dibujos de cromosomas en meiosis publicados por el biólogo belga F. A. Janssens ya en 1905, en los que los cromosomas adoptaban cierta disposición a la que Janssens denominó "quiasmas". ¿No podría ser que por rotura y "reacoplamiento" de los cromosomas se hubiera dado un intercambio de genes entre cromosomas homólogos? En nuestro caso este proceso se habría desarrollado como se muestra en la figura 3-8**, lo que explicaría la igual frecuencia de las

* Es decir, el cromosoma homólogo.

** Hoy sabemos que este proceso tiene lugar cuando los cromosomas están en un estado de cuatro cabos o cromátides, puesto que cada cromosoma se ha dividido en dos; solamente por simplificar y ceñirnos a la interpretación de Morgan hemos representado así el entrecruzamiento.

moscas excepcionales. Morgan denominó este proceso, en el que los cromosomas intercambian sus partes, como *crossing-over*, o *"entrecruzamiento"*.

En términos generales, el cruzamiento que efectuó Morgan puede ser descrito, respetando las cifras originales de las frecuencias obtenidas, de la siguiente manera (véase la fig. 3-9).

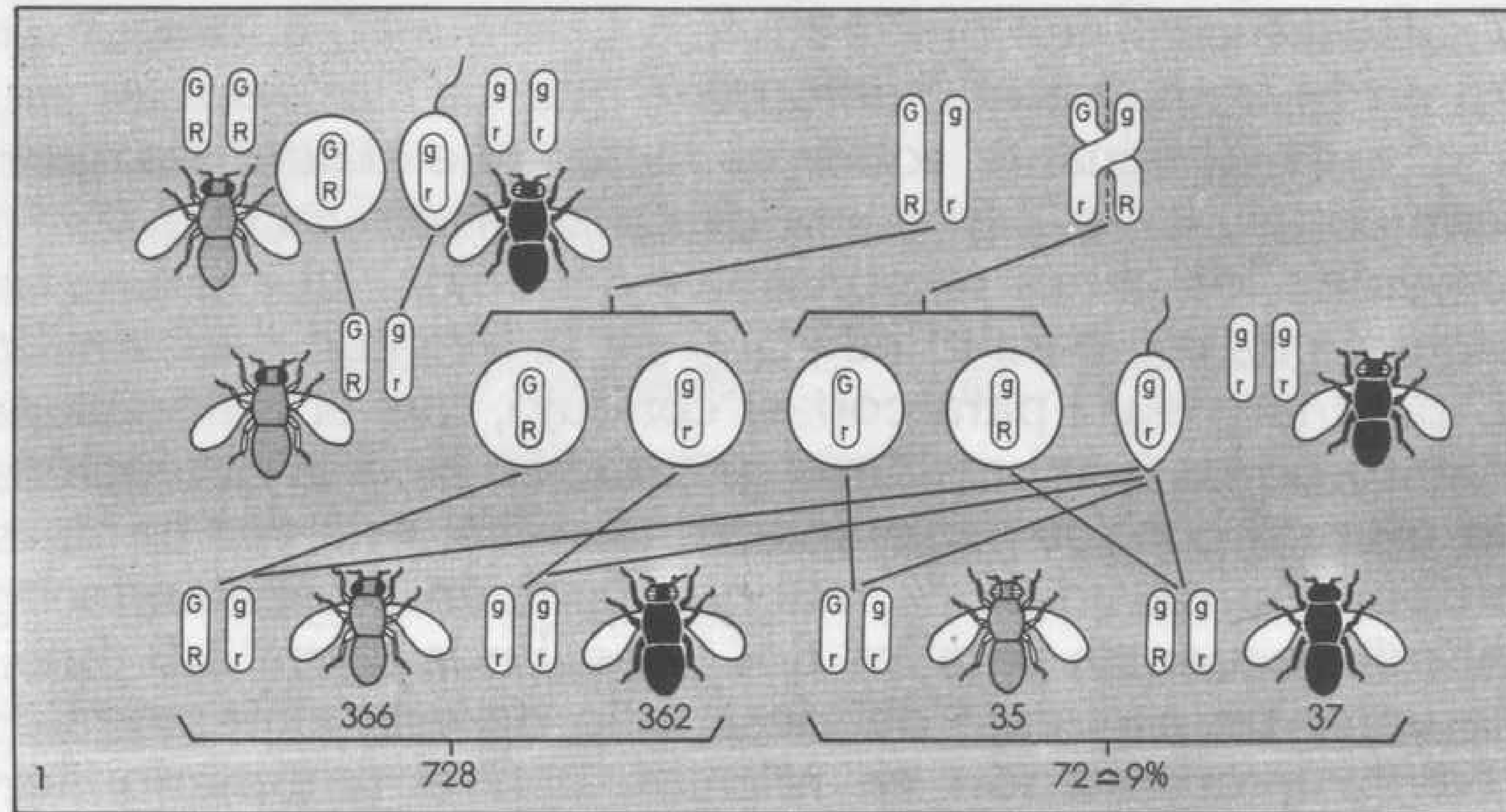
2. En el primer caso Morgan había observado y analizado el ligamiento de los genes *G* y *R*, así como el de *g* y *r*. Buscó otro gen que estuviera ligado a *G*, y lo encontró en *L*, un factor que determina que las alas sean largas y que es dominante sobre el factor que determina que sean cortas. Un experimento de cruzamiento en el que intervenían los genes responsables del color del cuerpo (*G* para el gris y *g* para el negro) y de la longitud de las alas (*L* para largas y *l* para cortas) condujo, tras el retrocruzamiento de las hembras de la generación F_1, a la obtención de moscas con los genes intercambiados; esta vez en una proporción de un 17 %, aunque también presentando la misma frecuencia para los dos tipos. En la figura 3-9 puede verse un esquema del desarrollo de este experimento con su interpretación en relación con el fenómeno del *crossing-over ("entrecruzamiento")* e intercambio genético, y con las cifras y porcentajes obtenidos.

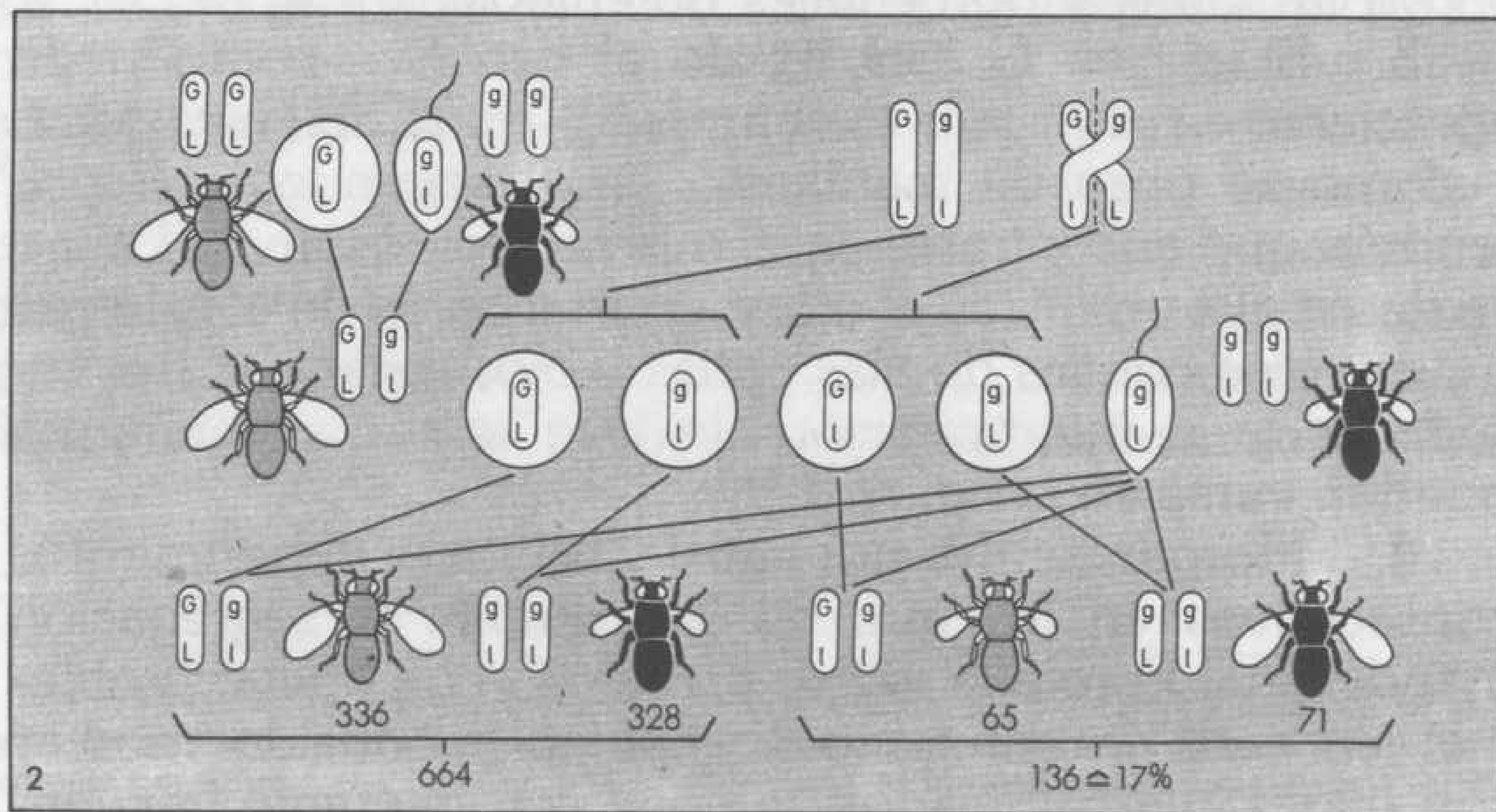
3. Si el gen *G* está ligado al gen *R* —como pudo apreciarse en el primer experimento— y también al gen *L* —como se puso de manifiesto en el segundo—, *R* y *L* tendrán que encontrarse en el mismo cromosoma. ¿Cómo se desarrolla entonces el cruce entre moscas de alas largas y ojos rojos con las de alas cortas y ojos naranjas? Los resultados y la interpretación de este tercer experimento pueden verse en la figura 3-9.

4. Morgan se dio por satisfecho: ¡tres experimentos consecutivos en los que no se cumplía la segregación mendeliana! Pero a la vez se presentaba un nuevo problema: en cada cruzamiento se habían producido moscas con genes intercambiados, aunque con diferente frecuen-

cia: 9 %, 17 % y 9,5 %. ¿Ocurriría siempre lo mismo? Cada vez que repetía los experimentos volvía a obtener idéntico resultado. No había duda de que se trataba de proporciones constantes, pero ¿tenían algún significado profundo?

Desde el principio Morgan descartó la idea de que los genes pudieran estar en los cromosomas revueltos como en un cajón de sastre; más bien, teniendo en cuenta su es-





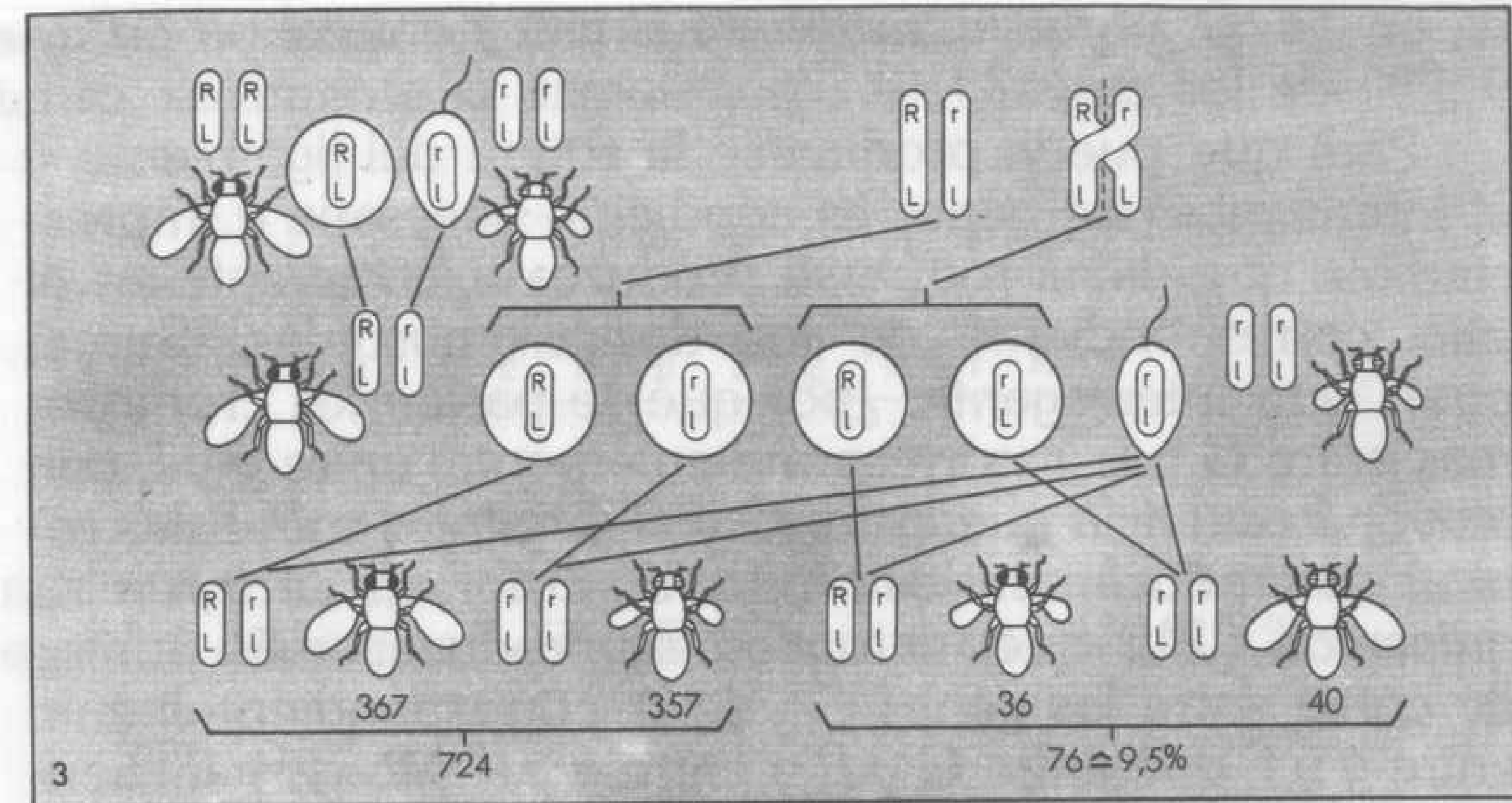
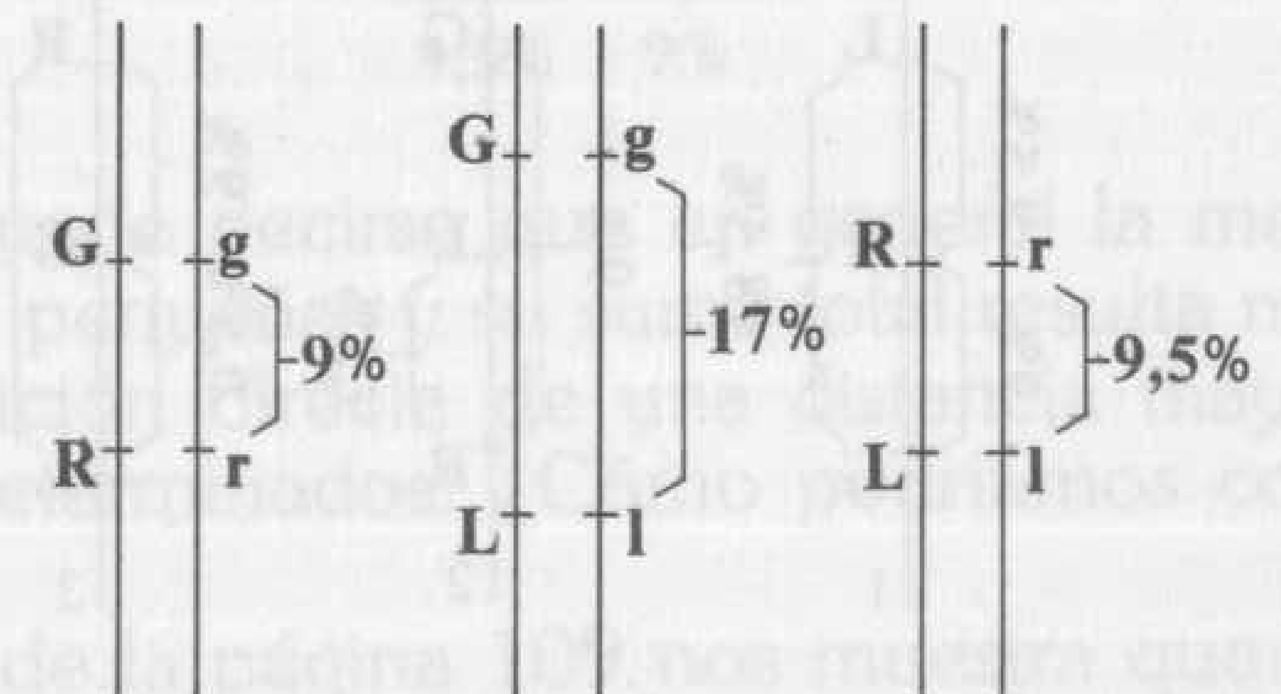


Fig. 3-9. 1: primer aspecto del experimento de transmisión hereditaria realizado por Morgan con la *Drosophila*: ligamiento de los genes *R* y *G*. 2: segundo aspecto; ligamiento de los genes *L* y *G*. 3: tercer aspecto; ligamiento de los genes *R* y *L*.

tructura filamentosa, supuso que los genes estaban dispuestos en fila, unos detrás de otros, de un modo similar a las cuentas de un rosario. Así pues, Morgan postuló la "disposición *lineal* de los genes en los cromosomas".

Consideremos de nuevo los resultados obtenidos debidos al intercambio genético:



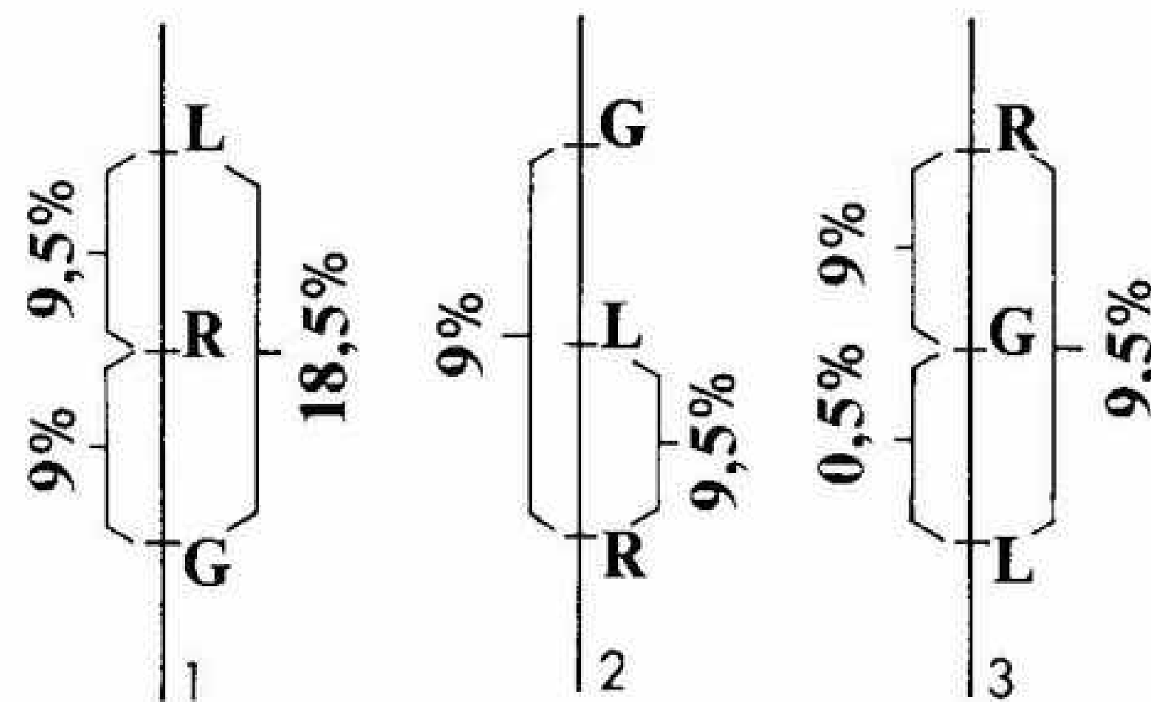
Pero, se pregunta Morgan, ¿por qué se parte el ligamiento entre *g* y *r* en un 9 %; entre *G* y *L* y entre *g* y *l*

en un 17 %, y por último entre *R* y *L* y entre *r* y *l* en un 9,5 % de los casos?

Para que pueda producirse la rotura del ligamiento y el intercambio de genes es condición necesaria e imprescindible que dicha rotura se produzca exactamente en el sitio correspondiente de los dos cromosomas. Surge, pues, otro interrogante: ¿por qué se parten los cromosomas entre *G* y *L* y, correspondientemente, entre *g* y *l*, con mayor frecuencia que entre *G* y *R* y entre *g* y *r*? Tales roturas se producen en los puntos de cruce, es decir, en los *quiasmas*. ¿Por qué, entonces, se producen más puntos de cruce entre los genes *G* y *L*, y, correspondientemente entre *g* y *l*, que entre *G* y *R* y entre *g* y *r*? Morgan encuentra una respuesta genial: porque la distancia entre *G* y *L* es mayor que la distancia entre *G* y *R* y por tanto hay más probabilidades de que se produzca un cruce con rotura y un "reacoplamiento" equivocado.

Una brillante interpretación: los porcentajes de intercambio de genes en el cruce de la mosca de la fruta se convierten en unidades relativas para medir la distancia existente entre estos genes.

Morgan procede inmediatamente a comprobarlo. Existían tres posibilidades para la situación de los genes *R*, *L* y *G* (y correspondientemente, *r*, *l* y *g*) en el cromosoma:



Si anotamos las "distancias" relativas entre *G* y *R*, y entre *R* y *L*, resulta que la disposición 2 es imposible; y según la disposición 3 la distancia entre *L* y *G* tendría que

ser 0,5 %, lo que la elimina automáticamente. Queda, por tanto, solamente la disposición 1:

A B C D E F G H I K L .

a b c d e f g h i k l .

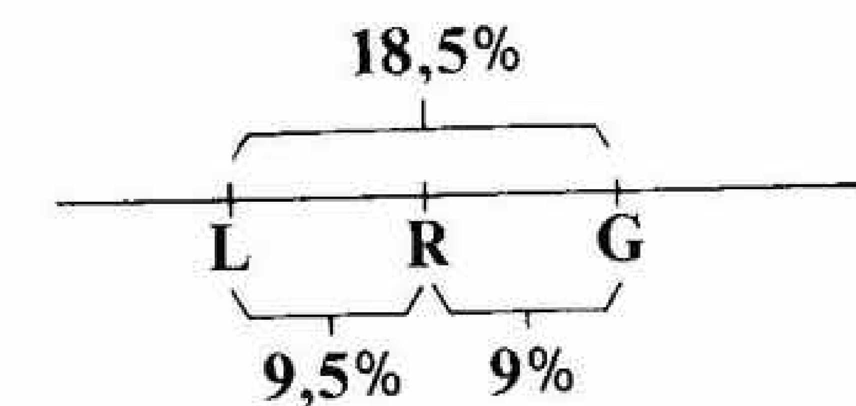
5. A Morgan no se le escapó que la distancia *L*-*G* en relación a la medida total equivalía a un 17 %, mientras que las distancias *L*-*R* y *R*-*G* sumaban un 18,5 %:

$$\overline{LG} = 17\ \%$$

$$\overline{LG} = \overline{LR} + \overline{RG} = 9{,}5\ \% + 9\ \% = 18{,}5\ \%$$

¿A qué se debía esta diferencia?

Una vez más la observación de los "quiasmas" de Janssens condujo a la solución: considerando el cromosoma en su totalidad, un segundo entrecruzamiento puede anular el efecto que hubiera causado el primero:



Por tanto, puede decirse que en general la medición de las distancias pequeñas y su suma total resulta más fiable que la medición directa de una distancia mayor entre dos genes determinados. ¿Cómo podríamos comprobarlo?

El esquema de la página 109 nos muestra que lo que en realidad se ha intercambiado son las "panzas" de los cromosomas. Si pudiéramos marcarlos de alguna manera podríamos seguir este intercambio bajo control.

Morgan ya lo había intuido desde el principio, y por eso había desarrollado el "análisis de tres factores" aquí descrito. La "panza" del cromosoma podía ahora ser controlada por medio del gen *R*, o *r*, respectivamente. El resultado de este experimento de control de los genes queda sintetizado en la figura 3-10. Así es como pudo determinarse qué había sido de ese 1,5 % restante.

Durante los años siguientes Morgan, con numerosos colaboradores, se dedicó a la "medición" de las distancias existentes entre los diferentes genes de los cromosomas de la mosca de la fruta o *Drosophila*, llegando a elaborar "mapas" detallados de la distribución de los genes en los cromosomas de este insecto.

Fue precisamente entonces cuando se hizo un gran descubrimiento que proporcionaría un fuerte impulso a las investigaciones que se llevaban a cabo con la *Drosophila* y, por tanto, a la genética en general: en 1933 los biólogos Heitz y Bauer descubrieron, en las glándulas salivales del mosquito *Chironomus tentans*, cromosomas desmesuradamente largos y gruesos; los denominados "cromosomas gigantes". Pronto se descubrió que tales cromosomas se formaban por la sucesiva reduplicación de los cromosomas sin que se produzca la división celular, de manera que se van haciendo cada vez más gruesos, como una especie de maroma o cordón formado por muchos haces. La noticia de este descubrimiento puso sobre la pista a los investigadores norteamericanos; puesto que las moscas y los mosquitos son parientes cercanos*, ¿no podría ser que en la mosca de la fruta, con la que se experimentaba hacía ya años, se encontraran también este tipo de cromosomas? El microscopio reveló que también en las células de las glándulas salivales de la *Drosophila* podían verse, gruesos como maromas, los cromosomas gigantes. Estos cromosomas estaban configurados formando una deter-

* Ambos insectos pertenecen al grupo de los dípteros por tener dos alas.

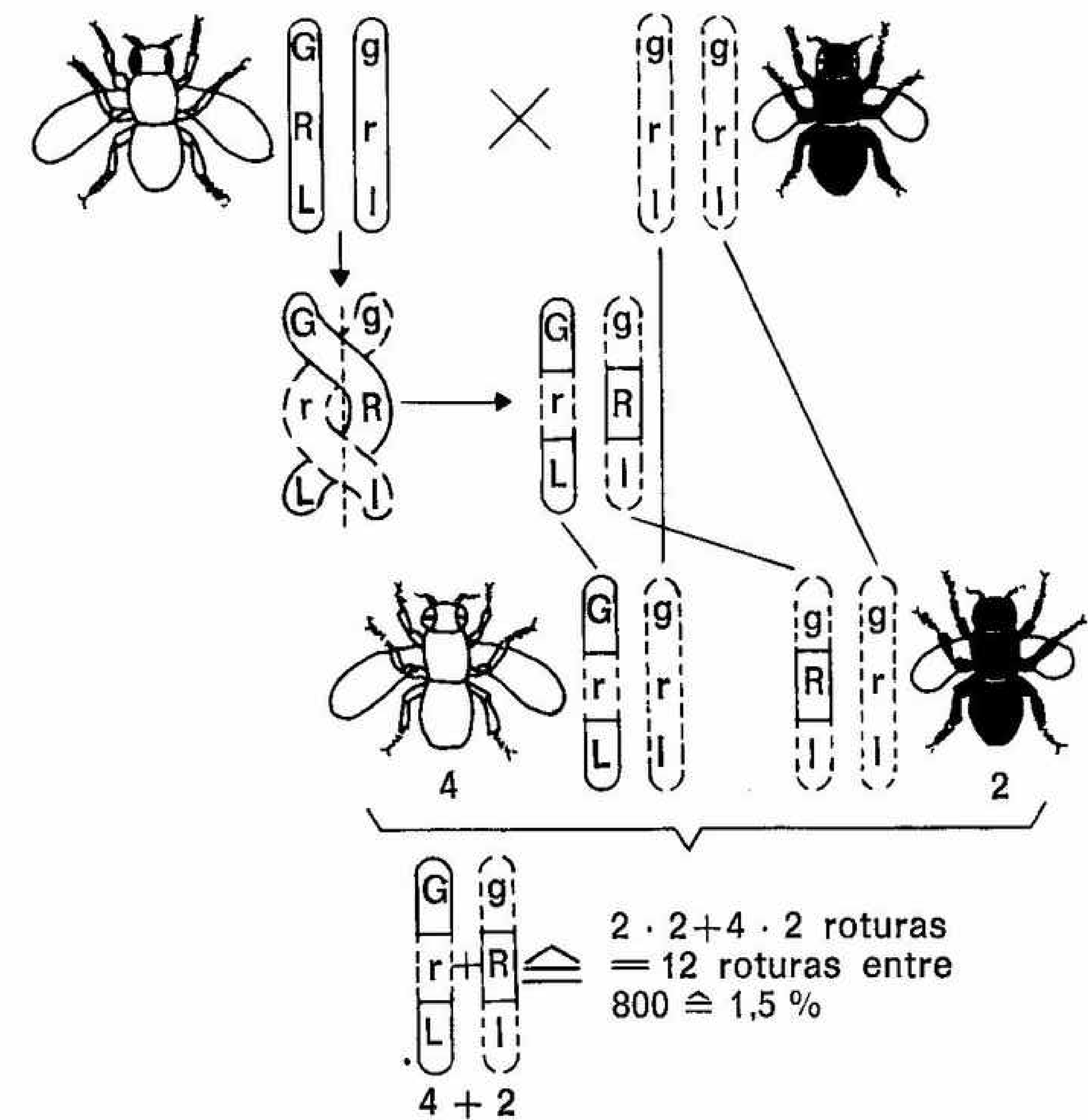


Fig. 3-10. Explicación del 1,5 % restante producido por un *crossing-over* doble en un experimento en el que se consideran tres factores.

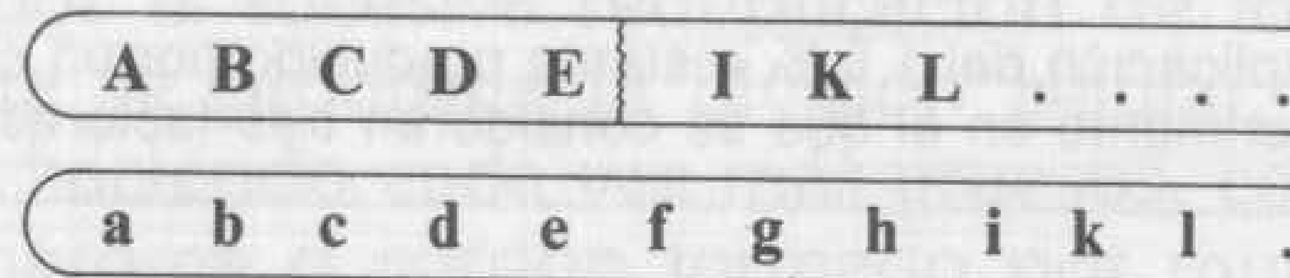
minada estructura que mostraba una serie de rayas irregulares que podían ser teñidas y a las que se denominó *bandas**.

¿Sería posible observar directamente los genes en estos cromosomas? Y, si así fuera, ¿cómo podría determinarse de qué genes se trataba? Morgan y sus discípulos enseguida descubrieron el truco. Hay que aclarar que en las glándulas salivales de la *Drosophila* los cromosomas

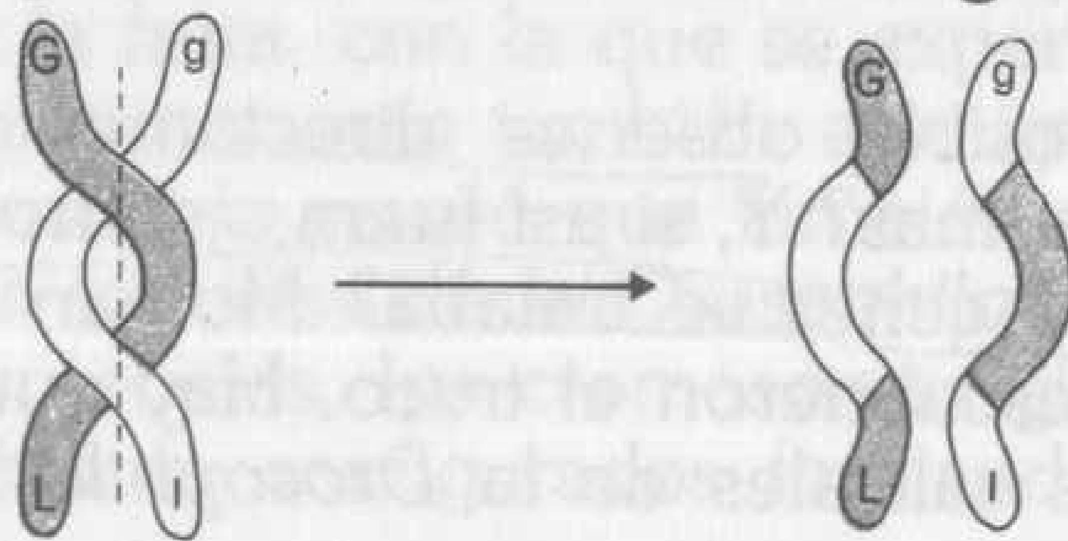
* Denominadas también cromómeros. Véase la figura 3-11.

homólogos del padre y de la madre se "emparejan" de manera que se produce una superposición exacta de sus bandas. El tamaño de estos cromosomas permitió estudiarlos hasta en sus menores detalles. Además, en 1927 el genetista americano Joseph Muller* descubrió que los rayos X podían alterar genes aislados, y que, mediante un "disparo" de rayos X**, se podía incluso llegar a separar una pequeña parte de un cromosoma que contuviera varios genes.

Estos descubrimientos fueron utilizados por los investigadores de la *Drosophila* de la siguiente manera: moscas de raza pura portadoras de genes dominantes y conocidos fueron expuestas a los rayos X, con lo que se consiguió destruir una pequeña parte de un cromosoma. Cada una de estas moscas formará después células reproductoras normales y células reproductoras con cromosomas alterados o deficientes. Dichas moscas son entonces cruzadas con moscas homocigóticas y recesivas respecto a los caracteres controlados por los genes alterados. Los individuos de la generación F_1 con cromosomas intactos presentaban las siguientes bandas de genes:



y tienen la misma apariencia externa *(fenotipo)* que sus padres dominantes. En cambio, las moscas con cromosomas "afectados" presentan las bandas de genes:



* Hermann Joseph Muller (1890-1967), genetista americano; Premio Nobel en 1946.
** En este tipo de experimentos se emplea actualmente un fino rayo láser de mayor exactitud.

En ellas aparecen las características que determinan los genes recesivos, lo que hace que sea posible distinguirlas de las moscas con genes no afectados. Los cromosomas de las moscas afectadas, una vez preparados y teñidos, son analizados bajo el microscopio: puesto que, como ya hemos dicho, en las glándulas salivales los cromosomas homólogos del padre y la madre se emparejan y superponen, el cromosoma intacto forma, en el lugar en el que a su "pareja" le falta un trozo, un "puente" fácilmente identificable que señala que en ese punto faltan los genes *FGH*, o lo que es lo mismo, que sólo están presentes los genes *fgh*. Pero todavía no conocemos el orden o sucesión de los genes. Sin embargo, si empleando las mismas técnicas conseguimos eliminar la parte del cromosoma en la que se alojan los genes *DEF*, por comparación con la anterior eliminación de los genes *FGH*, es posible localizar la banda que en ambos casos denota la pérdida del gen *F*. Por tanto, en esta banda tiene que localizarse el gen *F* (véase fig. 3-12).

A partir de estas investigaciones pudieron elaborarse *mapas de cromosomas* en los que se indican los genes correspondientes a las diferentes bandas. Por otra parte, los experimentos realizados sobre el *crossing-over* habían conducido también a la elaboración de estos mapas a partir de la medición de la frecuencia de intercambio de cada uno de los genes conocidos, lo que permitía descubrir su localización en el cromosoma*. La confrontación de ambos tipos de mapa, elaborados mediante datos obtenidos por dos métodos totalmente diferentes —uno a partir de los cruzamientos; el otro a través de observaciones microscópicas— representó la "prueba de fuego" del método utilizado por Morgan. Sin embargo, se obtuvo una total correspondencia entre los resultados: los "levantamientos

* El lugar donde se "localiza" un gen en el cromosoma se denomina *locus* (del latín, lugar).

topográficos" de cromosomas realizados por Morgan resultaron ser exactos.

Mendel había establecido una clara diferencia entre herencia genética y medio ambiente, reconociendo que los factores hereditarios eran unidades independientes que, si bien podían combinarse dando lugar a diferentes combinaciones, no podían mezclarse entre sí. Morgan descubrió la secuencia lineal de los genes en el cromosoma. También logró demostrar que los genes de un mismo cromosoma forman ligamientos más o menos estables, si bien las combinaciones de genes por ligamiento están sujetas a constantes variaciones a causa de los procesos de intercambio genético. Con sus resultados Morgan vuelve a poner de manifiesto el significado de los genes como unidades de recombinación.

Los genes son la base fundamental de las características y cualidades de todos los seres vivos. Es en ellos donde han de producirse todos los procesos esenciales de la evolución. Para llegar a comprender el desarrollo de dichos procesos es necesario primero saber cómo funcionan los genes. En el siguiente apartado nos ocuparemos de ello.

CÓMO ACTÚAN LOS FACTORES HEREDITARIOS: EL TRABAJO EN EQUIPO DE LOS GENES

A pesar de que la polinización del maíz es cruzada y se produce mediante el viento, se pueden obtener por autopolinización algunas variedades de raza pura. Si se cruzan dos de estas variedades que producen mazorcas de 12 cm de longitud, en la F_1 se obtendrán mazorcas de 16 cm de longitud; este tipo de maíz, muy apreciado por los agricultores, es denominado maíz híbrido. Pero si intentamos producir semillas de esta variedad por autopolinización nos encontraremos con que la alta productividad

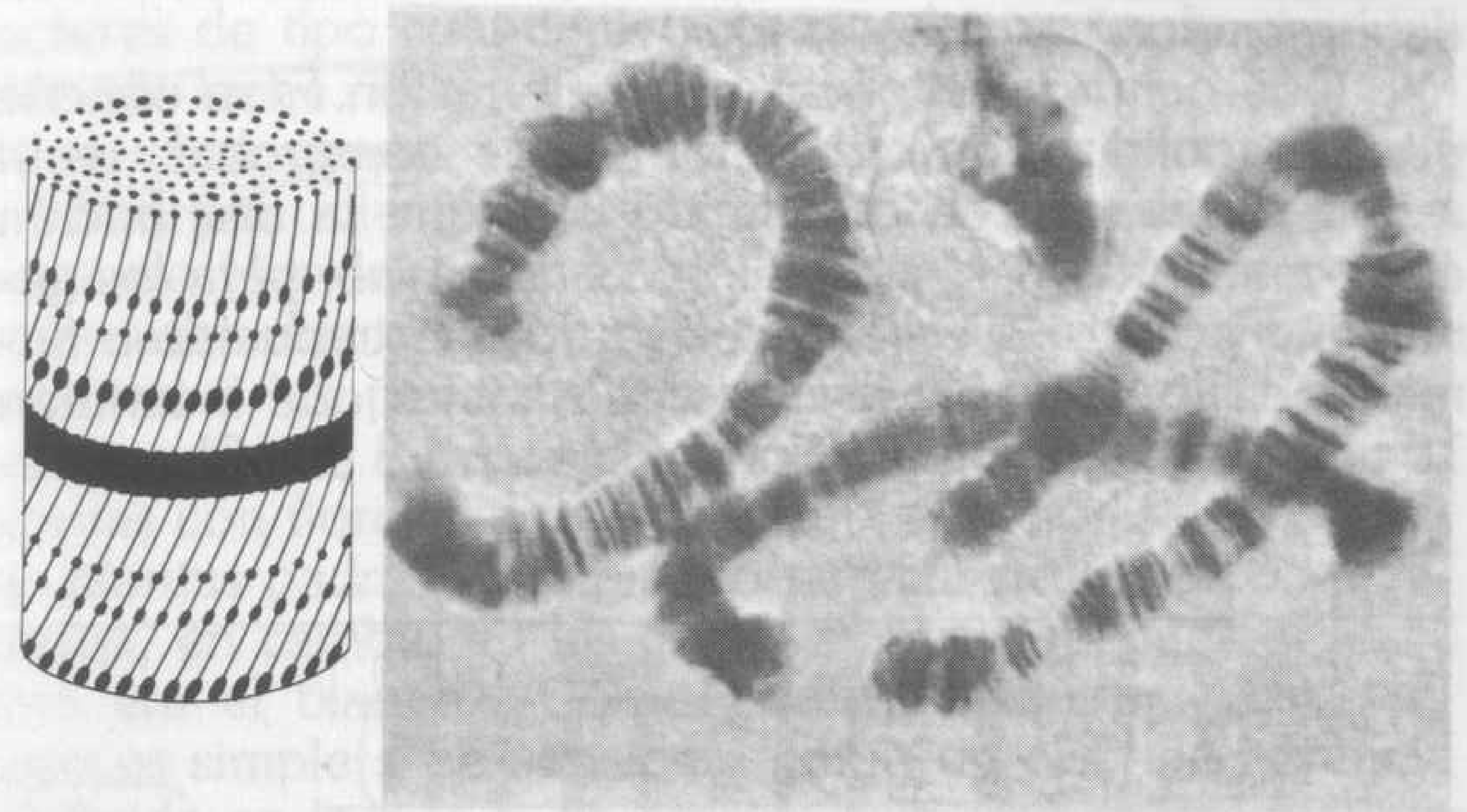


Fig. 3-11. *Derecha:* cromosoma gigante en la glándula salival de la *Drosophila*. Las bandas han sido teñidas con un colorante intenso. *Izquierda:* estructura del cromosoma gigante formada por muchos cabos individuales.

media vuelve a decaer. ¿Cómo se explica este fenómeno tan bien conocido por los agricultores?

Simplificando el proceso al máximo, podemos partir de que el maíz tiene en principio una constitución genética para producir mazorcas de 8 cm de longitud. En nuestro experimento, una de las variedades posee un gen dominante que determina un aumento de 4 cm en la longitud de la mazorca, lo que quiere decir que: $AAbb = 8$ cm + 4 cm = 12 cm. Esto mismo puede aplicarse a la segunda variedad, aunque en este caso es el gen B el que determina el aumento de longitud, siendo entonces $aaBB$ = = 8 cm + 4 cm = 12 cm. La generación F_1 tendrá, pues, la fórmula hereditaria $AaBb$, lo que da lugar a que se sumen los efectos de los genes dominantes, o sea: 8 cm + + 4 cm (gen A) + 4 cm (gen B) = 16 cm.

La interacción de los genes A y B tiene como resultado que las mazorcas alcancen una longitud óptima. A este fenómeno se le denomina *polimerismo* o herencia polige-

Herencia Poligénica

nica*: varios genes determinan la aparición de un carácter determinado y suman sus efectos.

¿Qué ocurriría entonces si la generación F_2 se obtiene por autopolinización? El lector puede comprobar, realizando un cuadro de combinaciones, que la distribución que se obtiene es: 9 *AB* : 3 *Ab* : 3 *aB* : 1 *ab*, para los genes que participan en el fenotipo; lo que traducido a términos de longitud de la mazorca significa que 9 tendrán 16 cm, (3 + 3) tendrán 12 cm, y 1 tendrá 8 cm. El prome-

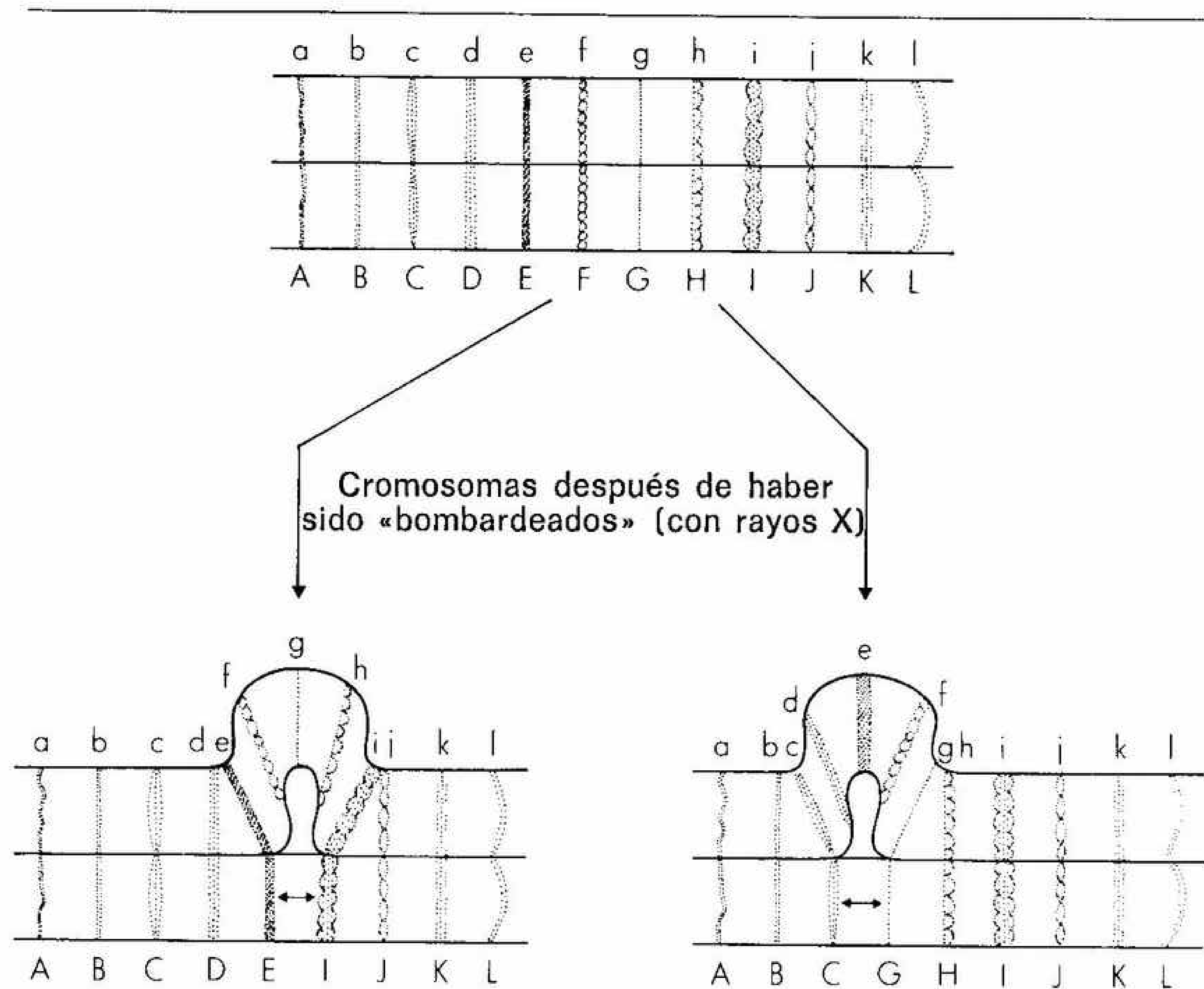


Fig. 3-12. Metodología para la atribución experimental de genes conocidos a determinadas bandas de un cromosoma gigante. Explicación en el texto.

* Del griego *polys*, muchos; *meros*, partes.

dio será, pues, de 14 cm. En general, la transmisión de caracteres de tipo cuantitativo, como el tamaño, la producción de leche, el rendimiento o el color, suele depender de muchos genes.

Muy poco tiempo después del redescubrimiento de las leyes de Mendel, unos naturalistas ingleses cruzaron dos variedades diferentes de guisantes almortas de flores blancas: todas las plantas de la generación F_1 tenían flores rojas, y en la F_2 aparecieron plantas con flores rojas y plantas con flores blancas en una proporción de 9 a 7. En las plantas padres el color rojo parecía ser un carácter recesivo, en cambio en las generaciones siguientes el recesivo era el blanco. ¿Cómo podía interpretarse esto? El caso es simple si se considera como un caso de herencia dihíbrida, en la que la coloración roja sólo se produce en presencia de los genes *A* y *B*. Según esto, los padres han de tener respectivamente la fórmula genética *AAbb* y *aaBB*; por tanto, ambos producen flores blancas. Los híbridos de la generación F_1, *AaBb*, poseen los dos genes necesarios para que aparezca esta coloración, por lo que sus flores serán rojas. Para la generación F_2 se obtendrá una distribución de 9 *AB* : 3 *Ab* : 3 *aB* : 1 *ab**, de lo que se deduce que sólo las "nueve" primeras podrán dar flores rojas; todas las demás (o sea, 3 + 3 + 1 = 7) darán flores blancas.

Los genes de este tipo, que se complementan mutuamente en su función, han sido denominados factores complementarios.

Tanto en el caso del polimerismo como en el de la herencia de factores complementarios, se trata de la *poligenia* de un carácter determinado, o sea, de que un carácter dependa, no de uno, sino de varios genes. Con el tiempo se ha ido descubriendo que casi todos los caracteres son

* Nos ocupamos tan sólo de los genes más importantes; el lector —con ayuda del cuadro de combinaciones— puede deducir los 16 genotipos de la generación F_2.

de naturaleza poligénica. Así, por ejemplo, el color de los ojos de la *Drosophila* está determinado por unos 30 genes, y la síntesis de la clorofila de las plantas al menos por 20.

Pero también, y en contraste con este fenómeno, se conocen muchos casos en los que un solo gen participa de varios caracteres. En estos casos se habla del efecto *polifénico o pleiotropo**. En la mosca de la fruta el gen *vg* determina un acortamiento de las alas, una alteración en la distribución de sus pelos, la disminución del tamaño de sus balancines** y una menor fertilidad y longevidad. Por la genética aplicada a la medicina conocemos un gen que produce tanto idiotismo como obesidad, ceguera nocturna y aparición de más dedos de los normales***.

Teóricamente el fenómeno de la pleiotropía no es difícil de comprender: imaginemos que un gen es responsable de la síntesis en el organismo de una sustancia determinada y que, a su vez, esta sustancia es necesaria para que se desarrollen otros caracteres...

Pero vamos a detenernos a considerar con más detalle el funcionamiento de los genes. Hasta el final de la década de los años treinta sólo se tenía una idea aproximada de su significado; a partir de entonces, tanto en Estados Unidos como en Alemania, los científicos consiguieron, mediante ingeniosos experimentos, dar una explicación precisa de los diferentes procesos genéticos.

¿CÓMO ACTÚAN LOS GENES?

Dejemos que nos sirvan de guía los ingeniosos experimentos del zoólogo alemán Alfred Kühn****, que, en

* Del griego *pleion*, varias; *tropos*, direcciones.
** Alas posteriores de la mosca atrofiadas y transformadas en una especie de baquetas.
*** Denominado síndrome de Bardet-Bield.
**** Alfred Kühn (1885-1968), uno de los más destacados zoólogos alemanes. Poseía una vasta cultura y fue un excelente científico y pedagogo.

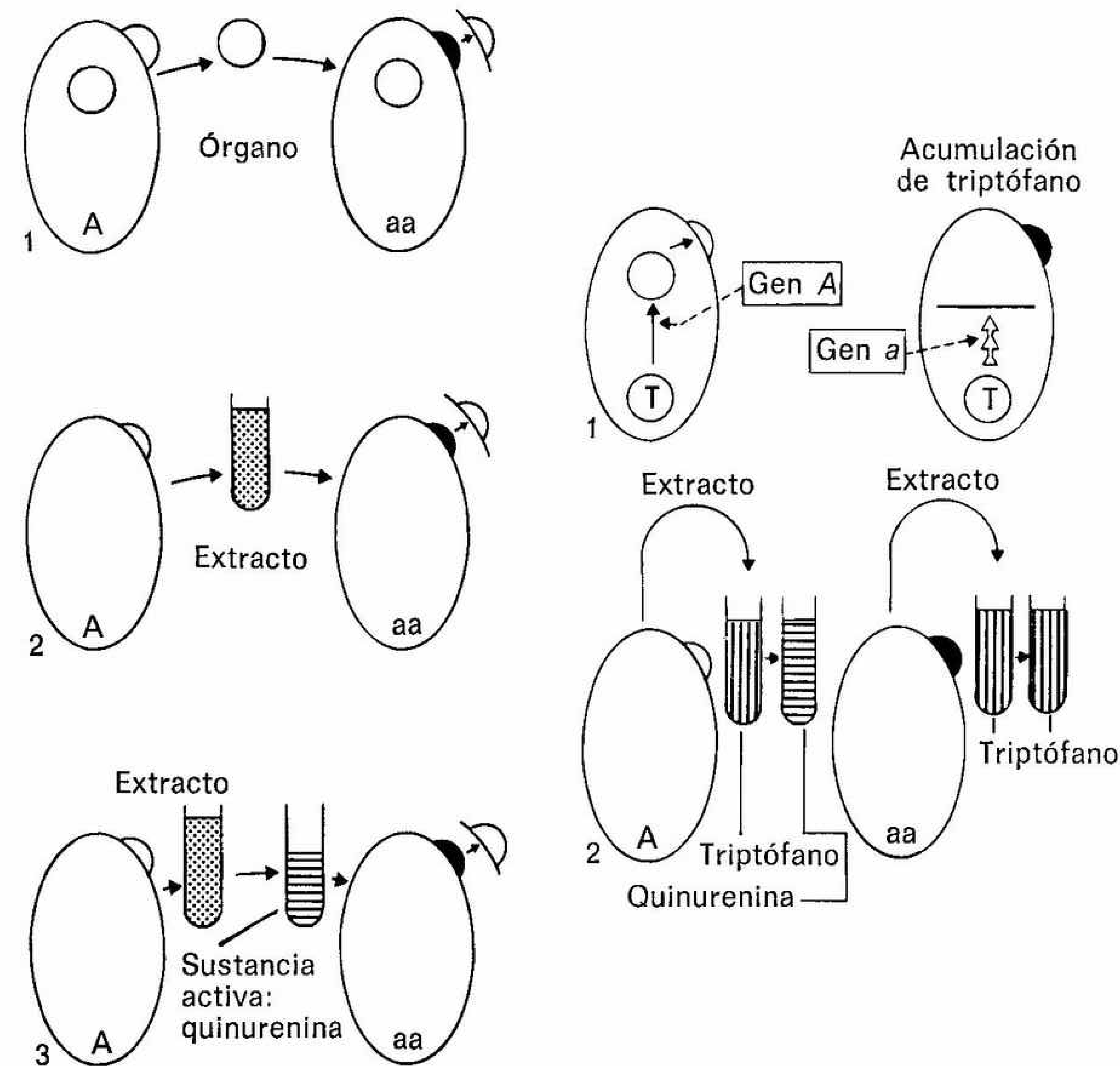


Fig. 3-13. *Izquierda:* experimento realizado por Künh con la polilla de la harina. Explicación en el texto. *Derecha:* prueba de la transformación del triptófano en quinurenina bajo la influencia del gen *A*.

cooperación con el bioquímico Adolf Butenandt*, consiguió descubrir y seguir el proceso que conduce del gen al carácter.

Kühn realizó sus experimentos con la polilla de la ha-

* Adolf Butenandt, nacido en 1903, bioquímico alemán especializado en varios campos. Premio Nobel en 1939.

rina. Esta mariposa tiene los ojos de color negro (marrón muy oscuro), pero Kühn disponía en su laboratorio de una variedad con los ojos rojos. Este carácter es recesivo: sólo los animales que posean la fórmula genética *AA* o *Aa** pueden producir la pigmentación oscura. Por tanto, las mariposas de ojos rojos tienen que poseer necesariamente la fórmula *aa*.

Kühn se preguntó: ¿de qué manera contribuye el gen *A* a formar el pigmento negro? Para averiguarlo, trasplantó ciertos órganos de las orugas de raza *A* a las orugas de la variedad *aa*. Después de la transformación de las orugas en crisálidas, las mariposas aparecieron con los ojos negros. Sin duda, el gen *A* hacía que se produjera cierta sustancia que, por medio del trasplante, había pasado a la sangre del insecto receptor, causando la elaboración del pigmento negro.

Pero ¿de qué sustancia se trataba? Ahora, en vez de realizar un trasplante, Kühn inyectó un extracto de los insectos del tipo *A* a las orugas *aa* ¡y obtuvo el mismo resultado! Fue entonces cuando el bioquímico Butenandt aisló las diferentes sustancias que componían el extracto y las fue inyectando, una por una, en las orugas del tipo *aa*. Sólo una de las sustancias causó la aparición de mariposas con ojos negros: la quinurenina**.

Este compuesto ya era conocido químicamente. Sin embargo, a Kühn le parecía una sustancia demasiado compleja para ser sintetizada a partir de sus elementos por el gen *A*. No obstante, la quinurenina tiene una composición química muy parecida al triptófano, un aminoácido que se encuentra presente en todas las células. Esto condujo a Kühn a establecer una nueva hipótesis: el gen *A* determina la transformación del triptófano en quinurenina.

* No es necesario aquí establecer una distinción entre individuos homocigóticos *AA* y heterocigóticos *Aa*.

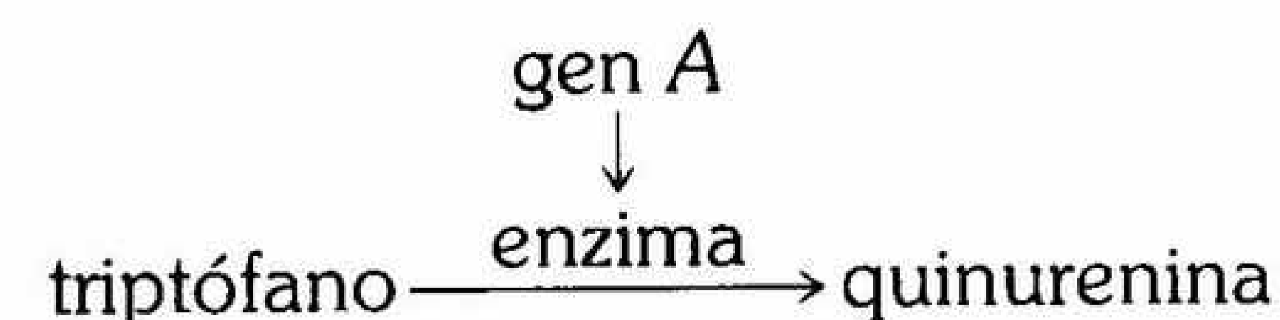
** Sustancia descubierta originalmente en la orina de los perros (del griego *kynos*, perro, y *ren*, riñón).

Pero ¿cómo podía probarlo? Con este fin ideó dos experimentos.

1. Si el gen *A* se encarga efectivamente de la transformación del triptófano en quinurenina, entonces en los insectos de raza *A* el triptófano será transformado inmediatamente, mientras que en los *aa* tenderá a concentrarse; por tanto, los animales cuya fórmula genética es *aa* contendrán más triptófano que los animales *A*. ¡Y Kühn logró demostrar que era exactamente esto lo que ocurría!

2. Cuando a una probeta que contiene triptófano se le añade un extracto de insectos del tipo *A*, se produce la transformación del triptófano en quinurenina, mientras que si lo que añadimos es un extracto de insectos *aa*, el triptófano permanece intacto.

Por tanto, estaba claro: el gen *A* hace que el triptófano se convierta en quinurenina. Las sustancias que aceleran las reacciones reciben el nombre de catalizadores. Los resultados obtenidos en estos experimentos hacían improbable que el gen *A* pudiera tener simplemente una acción catalizadora. Pronto se pudo demostrar que este gen provoca la producción de un enzima que actúa como catalizador:



Kühn no sospechaba que los naturalistas americanos que experimentaban con la mosca de la fruta estaban estudiando el mismo problema; los avatares de la guerra impedían cualquier tipo de comunicación entre los científicos de uno y otro lado. Sin embargo, Beadle* y Ephrussi

* George Wells Beadle, nacido en 1903, genetista americano. Premio Nobel en 1958. Trabajó durante muchos años en colaboración con Boris Ephrussi.

descubrieron, en sus experimentos con la *Drosophila*, las mismas relaciones que había hallado Kühn con la polilla de la harina. En el caso de la *Drosophila* el gen *v* es el responsable de que el triptófano se convierta en quinurenina. Pero los americanos llegaron un poco más lejos en sus descubrimientos. El gen *Cn* da lugar a la formación de un enzima que por oxidación convierte la quinurenina en hidroxiquinurenina. Los individuos con una dotación genética recesiva del tipo *cncn* no pueden desarrollar una pigmentación oscura en los ojos; sin embargo, se "curan" si se les inyecta hidroxiquinurenina: el bloqueo genético en el proceso de transformación del triptófano en pigmentación ocular causado por la falta del gen *Cn* puede ser remediado mediante el suministro artificial de hidroxiquinurenina (véase fig. 3-14).

Los científicos americanos descubrieron aún más genes que intervenían en esta cadena de transformación. Por su parte, Kühn descubrió el gen *Wa*, cuya carencia impide la formación de cualquier tipo de pigmentación en el ojo. Las polillas de la harina que poseen la fórmula genética *wawa* tienen los ojos blancos. ¿En qué consiste el "fallo" en este caso? Se pudo llegar a establecer que la síntesis final de los pigmentos tiene lugar en unos diminutos gránulos de proteínas presentes en las células oculares, y que la formación de dichos gránulos está controlada por el gen *Wa*.

De este modo, las investigaciones realizadas con la polilla de la harina y con la mosca de la fruta han permitido descubrir un mecanismo de acción conjunta de varios genes, como el que se representa esquemáticamente en la figura 3-14. Todas las investigaciones realizadas posteriormente han corroborado el fenómeno de la cooperación de los genes en las cadenas de reacciones bioquímicas. Así pues, podemos concluir que *el desarrollo de un carácter depende de una compleja red de cadenas de reacciones bioquímicas, que a su vez son procesos enzimáticos controlados por los genes.*

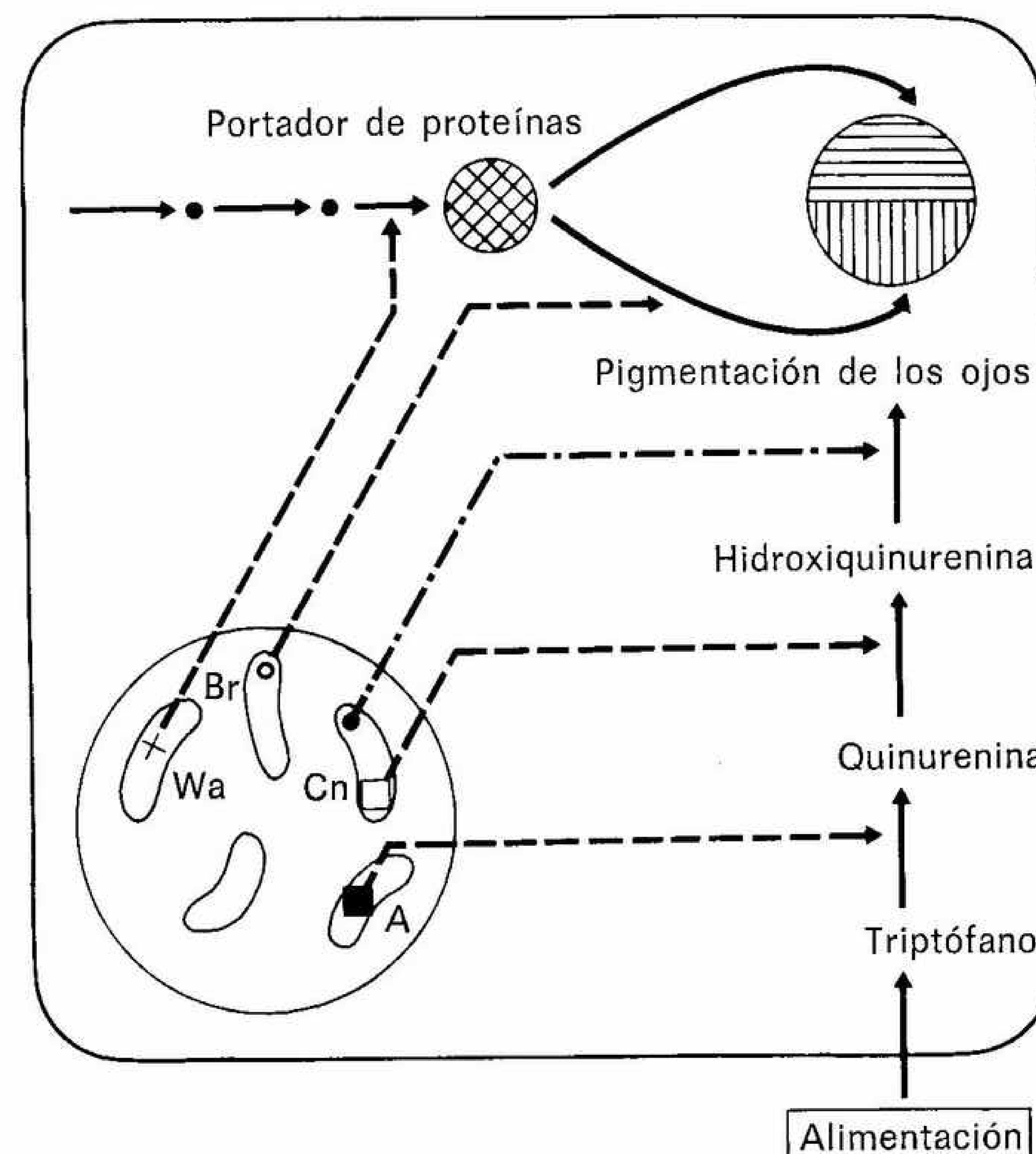


Fig. 3-14. Cadena de cooperación de los genes para la formación de la pigmentación de los ojos de los insectos (simplificado).

A partir de los modelos de funcionamiento de los genes en insectos y en otros animales, la medicina ha podido descubrir enfermedades hereditarias causadas por la carencia de un gen determinado. La fenilcetonuria es un ejemplo típico*. La fenilalanina es un aminoácido que obtenemos en la alimentación y que, controlado por un gen,

* Esta enfermedad se llama así debido a que sus víctimas eliminan con la orina ciertas sustancias químicas. Véase también la lámina 3-1.

tiene múltiples funciones en nuestro organismo. De cada 10.000 ó 20.000 personas suele haber alguna que trae al mundo un hijo al que le falta el gen *A*. Con la fórmula genética *aa* este individuo no es capaz de producir un enzima determinado, y su metabolismo degenera. La peor consecuencia de esto es un deficiente desarrollo del cerebro que conduce al idiotismo. Este efecto se debe a la "concentración" de fenilalanina en el organismo debida al "bloqueo" genético causado por la ausencia del gen *A*. Actualmente se trata de impedir que se llegue a este extremo proporcionando a los que sufren esta carencia una alimentación pobre en fenilalanina.

Alfred Kühn y otros científicos descubrieron que los genes también producen ciertas albúminas: *los genes son unidades funcionales*. Mendel y Morgan pusieron de manifiesto que el gen es *una unidad de recombinación*, abriendo una vía para llegar a comprender las innumerables combinaciones de caracteres que pueden observarse en los seres vivos del planeta. Nuevas combinaciones de cualidades dan lugar a nuevas posibilidades de vida, estableciéndose así la conexión entre la genética y el proceso de la evolución.

La inseguridad de Darwin al tratar de interpretar la alteración hereditaria de determinados caracteres se explica por su desconocimiento de la naturaleza de los genes. Ahora bien, nosotros podemos preguntarnos: ¿hasta qué punto son responsables los genes de los cambios que se producen en las características de los organismos?

Una vez comprendido el funcionamiento de los genes nos ocuparemos de los cambios que experimentan.

MUTACIONES

El granjero Seth Wright no podía dar crédito a sus ojos: la cría que acababa de parir una de sus ovejas era paticorta. Sus vecinos le aconsejaron que se deshiciera del animal, porque no era una "buena cría". Pero Wright lo pensó mejor. En cuanto a carne o lana, este animal le daría el mismo rendimiento que cualquier otro; en cambio, no podría saltar tan alto como las ovejas normales, lo que a Wright le pareció una ventaja, puesto que no tendría que hacer las vallas tan altas. Utilizó este animal como semental para posteriores cruzamientos y pronto llegó a tener todo un rebaño de esta raza, que fue denominada "Ancon". El carácter que había aparecido repentinamente era, por tanto, hereditario.

El caso de la oveja Ancon ocurrió en 1791. Es de suponer que el hombre había apreciado ya mucho antes de esa época los perros de caza de patas cortas, puesto que podían introducirse con más facilidad en las madrigueras de las presas. De esta manera surgiría también el perro zarcero o basset. Algo similar ha ocurrido con algunas plantas. En 1590, por ejemplo, apareció en el jardín de un farmacéutico de Heidelberg, Alemania, un ejemplar de celidonia, o hierba de las golondrinas, con las hojas hendidas. Esta característica apareció también en los avellanos, en las hayas y en los saúcos. En 1190 se menciona por primera vez un haya de hojas rojas; más tarde se descubrió este carácter también en avellanos, arces y agracejos. Estos nuevos caracteres, que habían surgido espontáneamente y cuya transmisión era hereditaria, fueron del agrado del hombre, y sus portadores fueron utilizados para la obtención de semillas. De este modo es como ha llegado a difundirse, por ejemplo, cierta variedad de sauce llorón. La mayoría de nuestros animales domésticos y muchas plantas de jardinería y de interior han surgido de esta manera.

Darwin también conocía este fenómeno. Denominó a estas variaciones *sports* o *single variation* (variación singular), aunque no llegó a comprender su significado profundo. Sólo a partir del redescubrimiento de las leyes de Mendel se interpretó su surgimiento como un cambio o

una alteración espontánea de un gen, y se las llamó "mutaciones"*.

Del cruce entre una planta de raza pura de guisantes amarillos con otra homocigótica de guisantes verdes sólo pueden surgir semillas amarillas: $GG \times gg = Gg$. Sin embargo, entre las numerosas semillas amarillas siempre aparece alguna verde y, por tanto, con la fórmula genética *gg*. En estos casos el gen *G* tiene que haberse convertido en *g*. Esto es precisamente lo que se denomina *mutación de un gen* o *mutación puntual:* $G \rightarrow g$. Generalmente se considera que las mutaciones son accidentes poco frecuentes. Pero esto depende de cómo se mire. En la mayor parte de los casos la frecuencia de mutación de un gen es del orden de 10^{-5} a 10^{-8} mutaciones por gen por gameto y generación, es decir, que de 10^5 a 10^8, o sea, de 100.000 a 100 millones de gametos se da uno que presenta una mutación en el gen en cuestión. Puesto que un organismo, vegetal o animal, puede tener 1.000 ó 10.000 ó hasta 100.000 genes, podemos suponer que habrá cierto porcentaje en los que quizás aparezca una mutación, lo que ya es bastante.

Las mutaciones de un gen determinado afectan generalmente a un conjunto de caracteres —el color de los ojos, por ejemplo—, pero es imposible predecir cómo será el nuevo gen que surja a partir de la mutación. A partir de un gen original pueden darse varias mutaciones, con cierta frecuencia que se mantiene constante para cada una. En un *locus* determinado de un cromosoma siempre se sitúa un solo gen, pero este gen puede presentar diversas formas; por tanto, el mismo *locus* puede estar ocupado por diferentes genes. A estos genes se les denomina *alelos***. Los genes responsables del color de los guisantes *G* y *g* de Mendel son alelos (o alelomorfos), al igual que los genes *A* y *a* que regían la pigmentación de los ojos de la polilla de la harina. También son alelos todos los genes representados en la figura 3-5, que son los que determinan el color de los ojos de la *Drosophila*. Cuando a un mismo *locus* del cromosoma pueden corresponderle varios alelos, se habla de alelomorfismo múltiple. Los grupos sanguíneos humanos A, B, AB y 0 están regidos por tres alelos. También puede ser que una mutación sea reversible; es decir, que por una nueva mutación vuelva a formarse el gen primitivo. En estos casos la frecuencia es distinta de la que suelen tener las mutaciones "progresivas". Además de las mutaciones espontáneas que se producen sin motivo aparente, también se dan mutaciones a consecuencia de la exposición a ciertos rayos o por la influencia de ciertos productos químicos. Ya se ha hablado anteriormente del descubrimiento del científico americano Muller, que en 1927 consiguió por primera vez causar mutaciones experimentales mediante la exposición del organismo a los rayos X. Este efecto se consigue también con otros tipos de rayos, por ejemplo, con los rayos ultravioletas. A los agentes capaces de producir mutaciones se les denomina "mutágenos". Las mutaciones causadas por estos agentes no se diferencian en nada de las mutaciones espontáneas*.

¿Cómo se producen entonces las mutaciones en los genes? Es ya sabido que los genes están formados por un ácido nucleico (ADN). El ADN está constituido por nucleótidos, y cada nucleótido consta de un fosfato, un azúcar (que sería el "apoyo" de la molécula de ácido nucleico) y una base. Hay cuatro bases diferentes, y su secuencia ordenada contiene la información genética**. Después de la

* Mutación, del latín *mutatio*, cambio, alteración.
** Alelo, del prefijo griego *allos*, otro; se denomina alelo a cada uno de los dos o más estados alternativos de un gen; por tanto, ocupan el mismo *locus* (posición) en los cromosomas homólogos.

* Esto significa que también el patrimonio genético de la humanidad puede estar amenazado por radiaciones incontroladas procedentes de instalaciones técnicas, y por algunos productos químicos utilizados en la industria, como, por ejemplo, los colorantes.
** Un gen puede contener entre 70 y varios miles de bases.

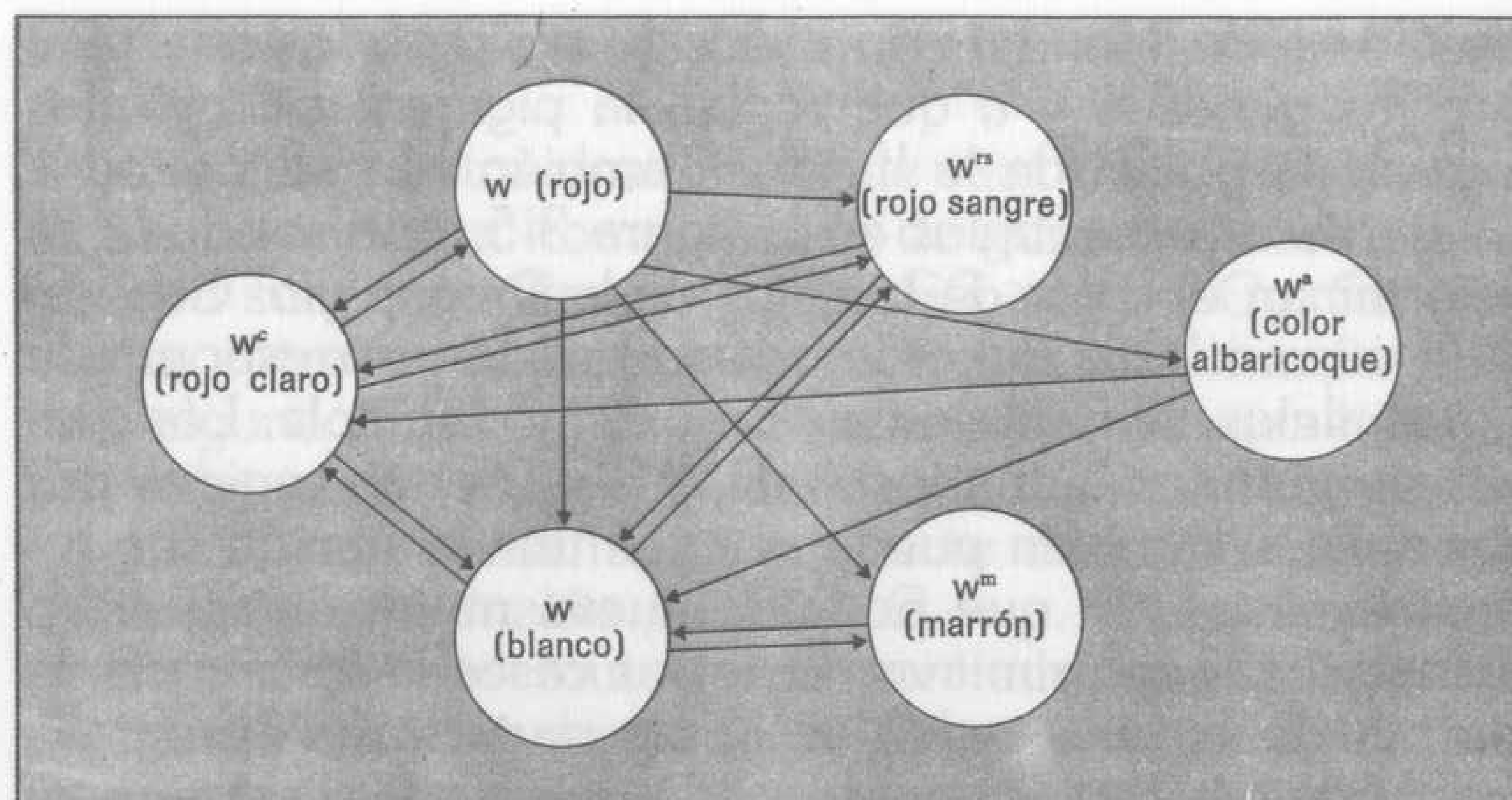


Fig. 3-15. Mutaciones regresivas (o retromutaciones) y otras mutaciones de los genes responsables del color de los ojos de la *Drosophila*.

división nuclear cada cordón de ADN forma otro cordón complementario, convirtiéndose de nuevo en un cordón doble. Este proceso se denomina "reduplicación" o autorreplicación, y en casos aislados puede dar lugar a "errores de copia" al incorporarse una base que no es la que corresponde. Este error da lugar a un "falso" triplete, lo que tiene como consecuencia que en la formación del carácter se produzcan alteraciones más o menos marcadas. A este tipo de mutaciones se les denomina mutaciones por sustitución, ya que se producen al ser sustituida una base por otra durante el proceso de autorreplicación.

Esto puede ayudarnos a comprender por qué un gen sólo puede producir mediante mutaciones una serie determinada de alelos: el número de variaciones posibles de las bases de la cadena de nucleótidos es limitado. Ésta es la causa de que vuelvan a aparecer siempre las mismas mutaciones. El fenómeno de la famosa oveja Ancon volvió a producirse otra vez en Noruega, en 1921.

También puede ocurrir que una base sea suprimida por completo o que se intercale una base adicional. Estos

casos son más frecuentes cuando la mutación ha sido causada por una radiación, aunque pueden darse también en mutaciones espontáneas. Todo el código de tripletes es desplazado, por lo que en la síntesis de proteínas en los ribosomas se producen enzimas "anómalos", y si la estructura de los enzimas está muy alterada pueden llegar a perder su funcionalidad. Esto explica la dominancia del gen "silvestre" *A* en el genotipo heterocigótico *Aa*. Las mutaciones de este tipo se denominan *mutaciones reticulares*.

Aparte de las mutaciones génicas ya descritas se dan otros dos tipos de mutaciones: *las mutaciones cromosómicas*, que son alteraciones de la estructura de los cromosomas por pérdida o separación de toda una parte del cromosoma, que, a veces, puede volverse a unir al mismo o a otro cromosoma, con alteraciones en mayor o menor grado; y *las mutaciones cariotípicas o genómicas**, en las que, si bien los cromosomas individualmente permanecen intactos, el cambio afecta a la dotación cromosómica en conjunto, ya que el número de cromosomas aumenta o disminuye.

En el próximo capítulo nos ocuparemos de los dos últimos tipos de mutaciones (véanse las págs. 154 y 159) y de su importancia en el proceso de evolución; de todos modos, sólo con las mutaciones génicas queda patente el importante papel que desempeñan las mutaciones en la evolución: proporcionan la materia prima para el continuo proceso de selección natural, que se encarga de fomentarlas o reprimirlas, dirigiendo, en última instancia, el fenómeno de la evolución. El proceso de variación hereditaria que Darwin buscaba —y que llegó a intuir, aunque no pudo interpretarlo ni comprenderlo del todo— está constituido precisamente por mutaciones. Si bien en un principio Darwin incluyó en su teoría las mutaciones como *sports*, al final no estaba tan seguro y llegó a rechazar la

* Genoma: totalidad de genes contenidos en los cromosomas de un individuo.

idea. Éste es, sin duda, el punto más débil de su teoría de la evolución.

Si a la teoría darviniana de la descendencia le añadimos la explicación del fenómeno de las mutaciones que ha proporcionado la ciencia tras un largo período de investigaciones, nos encontramos con que el darvinismo aparece sostenido por unos fundamentos científicos sólidos: el medio ambiente se halla sometido a constantes cambios, pero también se producen constantes mutaciones: no demasiadas —para que la existencia de la especie como tal no se vea amenazada—, pero sí las suficientes para que la selección natural impulse el "avance" de la especie.

«La naturaleza no da saltos», se decía en la Edad Media. Actualmente sabemos que es precisamente a saltos como se produce la evolución, si bien se trata de "saltos" muy pequeños, diminutos, pero innumerables y complejos. Se están produciendo constantemente y sus efectos se van sumando a lo largo de grandes períodos de tiempo.

MODIFICACIONES

Si cierto gen es responsable de un carácter determinado o contribuye a que se desarrolle tal característica, ¿cómo podemos interpretar casos tan frecuentes como el siguiente? La mostaza silvestre, al desarrollarse en un terreno fértil —por ejemplo, cerca de un montón de *compost*—, produce unas hermosas y abundantes hojas y llega a medir hasta un metro de altura. La misma planta, al crecer en terrenos arenosos o pedregosos se nos muestra como una planta diminuta, de unos pocos centímetros, aunque sigue floreciendo y dando fruto.

¿Y qué ha sido de la "herencia"?

En las zonas montañosas podemos encontrar a menudo ejemplares enanos de plantas que en los valles o llanuras nos llaman la atención por su tamaño. Y viceversa; quien ha intentado cultivar el *edelweiss* de los Alpes en la llanura sabe la decepción que causa ver crecer las plantas con un tallo mucho más largo y un color verde intenso, perdiendo su apreciada pelusilla blanca.

Estas diferencias en el desarrollo no pueden atribuirse al patrimonio hereditario. Nuestra diminuta plantita de mostaza sólo produce unas cuantas semillas en ese terreno pedregoso; pero si tomamos estas semillas y las sembramos junto a un montón de *compost* veremos cómo crecen y se desarrollan frondosas plantas de un metro de alto.

Estas observaciones podrían hacerse también con mayor exactitud. En un famoso experimento se tomó una planta joven de diente de león y se dividió en dos mediante un corte longitudinal. Una de las dos mitades fue trasplantada a una zona de alta montaña y la otra se plantó en la llanura. A pesar de que tenían el mismo patrimonio genético, las plantas se desarrollaron de forma completamente distinta. La de la región montañosa era pequeña y recia, con unas hojitas que parecían casi prolongaciones del tallo, y sólo llegó a tener una o dos flores diminutas. La planta de la llanura creció vigorosa, con raíces bien desarrolladas y con hojas grandes, y dio gran cantidad de flores. Se tomaron semillas de ambas plantas y se sembraron en sus respectivos lugares de origen. El desarrollo no se alteró. Cuando tras algunas generaciones se sembraron semillas de las plantas de la montaña en la llanura, el desarrollo volvió a ser exuberante; por otra parte, las semillas de la planta de la llanura al ser sembradas en la montaña volvieron a producir plantas diminutas.

Si miramos a nuestro alrededor podemos observar y comparar las hojas de la yedra a principios de año y las que echa después durante el verano (véase lámina 3-3); o las hojas que crecen bajo el agua y las que se desarrollan en la superficie en las plantas acuáticas. En términos de herencia las hojas pertenecen a la misma planta pero

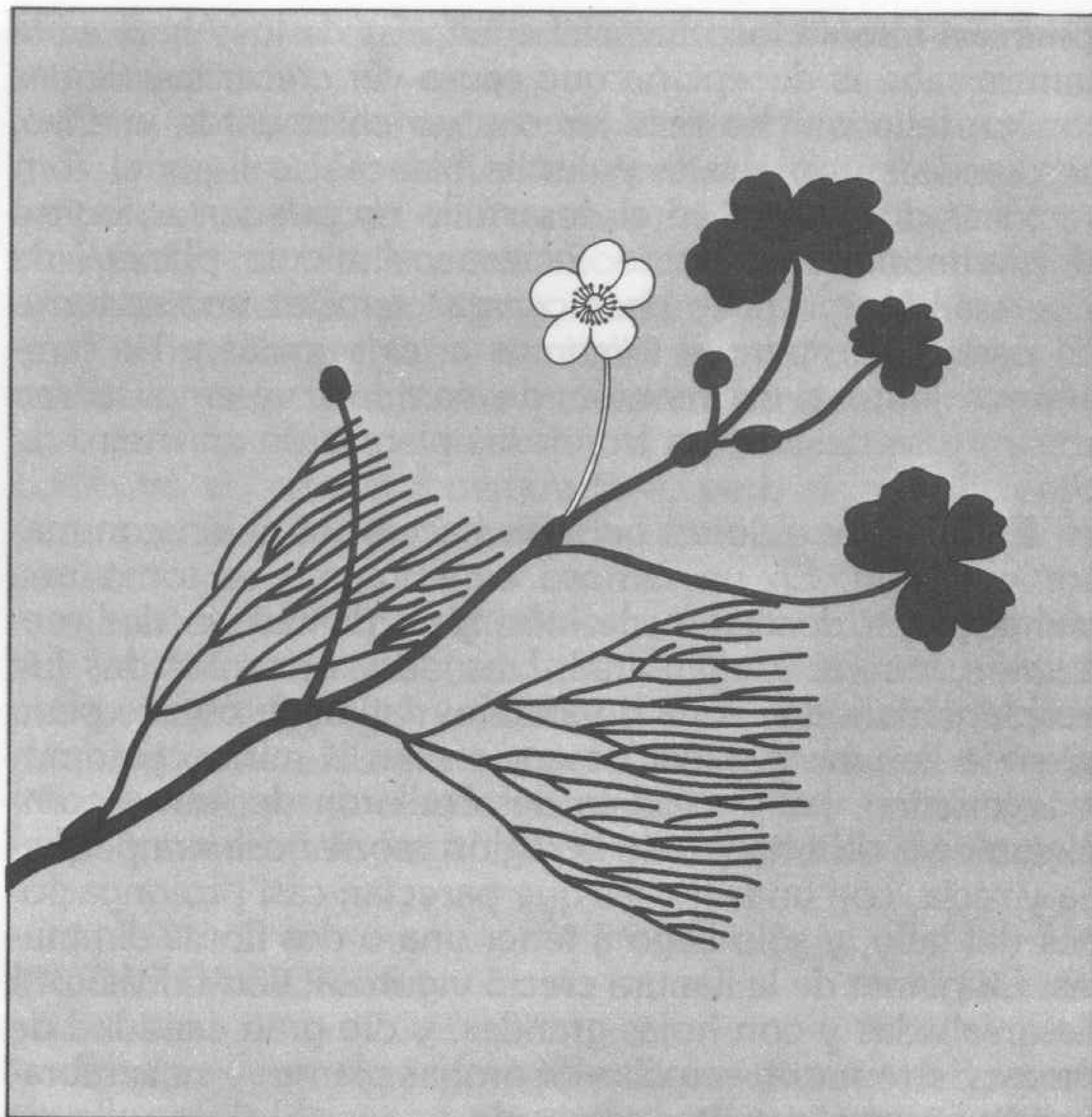


Fig. 3-16. Hojas flotantes y hojas subacuáticas de un ranúnculo acuático.

¡vaya diferencia! Todas las hojas de un arce son parecidas, pero no hay dos exactamente iguales. Estas diferencias en los mismos caracteres, que no son debidas al patrimonio genético, se denominan *modificaciones*. Por *modificabilidad** entendemos la capacidad de los organismos, o de alguna de sus partes, de reaccionar ante las cambiantes condiciones de su entorno alterando su propio desarrollo.

* Es decir, capacidad de alteración del fenotipo.

Por tanto, no hay que considerar el crecimiento disminuido de las plantas en un terreno pedregoso, o en las adversas condiciones de la montaña*, como raquitismo, sino más bien como una forma de adaptación a las condiciones del medio ambiente. La planta no llega a alcanzar sus dimensiones normales, pero en cambio consigue producir algunas semillas. No se le puede pedir más. El diferente desarrollo de las hojas "en función" de la luz o de la sombra, de permanecer bajo el agua o en la superficie, ha de considerarse también como una medida de adaptación. Entre las abejas las obreras son pequeñas durante la primavera, ya que la reina las ha tenido que alimentar; pero después se hacen mucho más grandes, y entonces se dedican a acarrear alimentos para las crías. ¿Qué aspecto tenían los ciudadanos de nuestro país después de la guerra? Delgados y enjutos. ¿Y hoy? También entre nosotros se producen modificaciones. Las personas que viven durante algún tiempo en la alta montaña poseen mayor cantidad de glóbulos rojos; las que se hallan continuamente expuestas a los rayos solares desarrollan una pigmentación oscura de la piel como protección. Todo esto son modificaciones que van surgiendo y evolucionando según los cambios que experimenta el medio ambiente.

El genetista danés Wilhelm Johannsen**, poco después del redescubrimiento de las leyes de Mendell, llevó a cabo una serie de experimentos con habas, obteniendo unos resultados que han contribuido a esclarecer las causas de la *modificabilidad*. Johannsen sembró cierta cantidad de semillas de habas de la misma especie y genotipo, todas con una longitud de 15,5 mm. La cosecha no fue en

* Por ejemplo, un subsuelo rocoso, bruscos cambios de temperatura, rayos ultravioletas, viento.
** Wilhelm Johannsen (1857-1927), botánico y genetista danés.

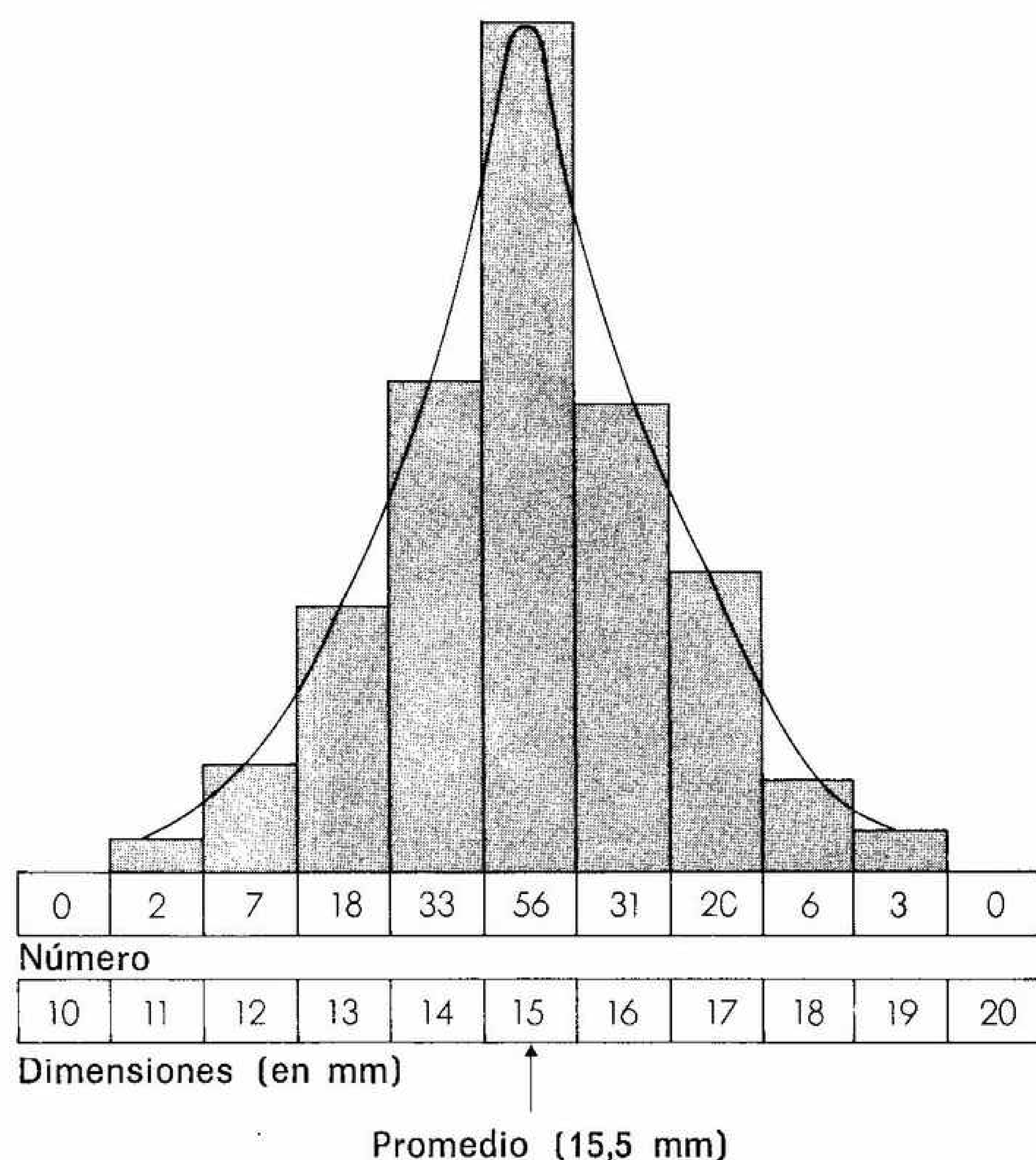


Fig. 3-17. Curva de frecuencias del tamaño de las semillas de haba de raza pura. Explicaciones en el texto.

absoluto uniforme. Si bien la mayoría de las semillas tenían una longitud de 15,5 mm, había bastantes que medían 14,5 mm y 16,5 mm. También había algunas más pequeñas o más grandes, pero según se iban desviando de la media de 15,5 mm, menor era la frecuencia. Las más pequeñas medían 11,5 mm y las más grandes 19,5 mm, si bien eran casos aislados. En general se daba una curva de frecuencias similar a la curva de Gauss, cuya característica principal es que el número de desviaciones es cada vez menor cuanto más se alejan de la media.

¿Cómo puede ser que un patrimonio genético idéntico permita tal dispersión en forma de modificaciones del tamaño de las semillas, o que incluso las produzca? La explicación de Johannsen nos dice que si bien el patrimonio genético de las semillas es el mismo, no es idéntico el ambiente en el que se desarrolla cada una de ellas. Incluso en la misma parcela en que se han plantado las habas genéticamente idénticas se dan múltiples condiciones: una semilla puede caer encima de una piedra o junto a ella, y

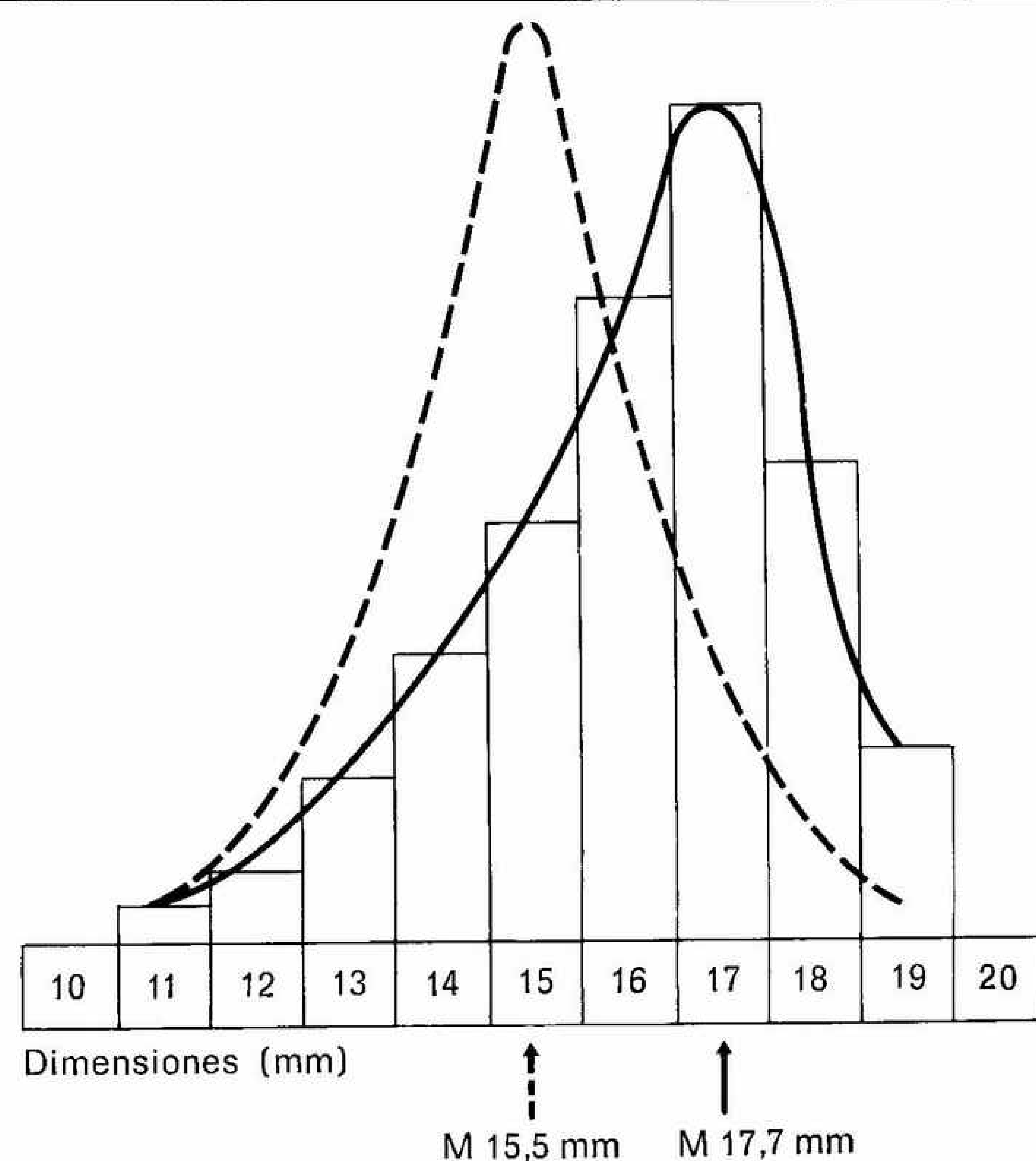


Fig. 3-18. Curvas de las frecuencias del tamaño de las semillas de haba de plantas pertenecientes a dos líneas puras genéticamente iguales, unas cultivadas en condiciones normales y otras en condiciones óptimas.

tiene dificultad para germinar —su raíz tiene que abrirse camino zigzagueando o no consigue asentarse con suficiente profundidad—; unas caen en un trozo de terreno especialmente abonado y otras no; éstas van a parar a un terreno más firme, aquéllas caen donde la tierra está más suelta; allí da más el viento y sacude constantemente a las matas; aquí, en cambio, las plantas están más resguardadas; en esta parte la tierra es más seca, allí más húmeda... y en todas partes se da la competencia entre las propias plantas, ya que las que crecen más rápidamente hacen sombra a sus vecinas. En fin, que incluso en un mismo terreno existe cierto equilibrio entre los factores positivos y negativos.

En general, la planta suele estar influenciada por igual número de factores positivos y negativos; por tanto, la mayoría alcanzan un desarrollo normal y producen semillas de tamaño medio. Es cierto que algunas plantas se ven favorecidas y otras "oprimidas", pero son muy pocas las que crecen en condiciones exclusivamente positivas o negativas. Sólo algunos ejemplares nacen con "buena estrella" y llegan a producir semillas de 19,5 mm; al igual que sólo unas pocas nacen con "mala estrella", caen en terreno pedregoso y pobre, tienen poca agua, mucha sombra y son azotadas por el viento, de manera que sólo consiguen producir semillas de 11,5 mm.

Johannsen llevó aún más lejos su experimento. Seleccionó las semillas que habían superado los 19 mm y las plantó en otro terreno. Lo mismo hizo con las que no llegaban a los 12 mm. Con gran sorpresa descubrió que este antiguo método de cultivo no funcionaba. La cosecha de ambas parcelas volvió a ser de semillas con una longitud media de 15,5 mm; en ambos casos los ejemplares "gigantes" fueron tan escasos como los "enanos". Para asegurarse, Johannsen continuó plantando separadamente las semillas más grandes y las más pequeñas hasta obtener varias generaciones. No hubo ningún cambio: el tamaño medio de las semillas que cosechaba seguía siendo de

15,5 mm y la frecuencia de los desvíos hacia mayor o menor tamaño se mantenía constante.

¡Elemental!, diríamos hoy día; si había plantado semillas con el mismo patrimonio genético no podía suceder otra cosa, a menos que se produjeran mutaciones. Sí, pero entonces ¿qué es lo que heredan las plantas en relación con el tamaño de las semillas? Sus dimensiones ¿están o no determinadas por la herencia genética?

Observemos el siguiente caso concreto de modificación: Si cultivamos una primavera china a una temperatura normal sus flores son blancas, pero si se cultiva a una temperatura superior a 30° sus flores serán rojas. Las petunias y los crisantemos también experimentan fenómenos similares. Los conejos rusos, o los del Himalaya, tienen la piel blanca y la nariz, orejas, patas y rabo de color negro. Si se les afeitan los pelos del cuerpo y se les mantiene a una temperatura de unos 5°, es decir, a una temperatura más baja de lo normal, los pelos que crecen son negros. Por el contrario, cuando se les mantiene a una temperatura más alta que la de costumbre los pelos que salen en las zonas negras de su cuerpo son también blancos.

¿Qué se transmite hereditariamente en las primaveras chinas, el color rojo o el blanco? ¿O ninguno de los dos? Ambos, tanto el rojo como el blanco. O mejor dicho, las plantas heredan las dos posibilidades y las condiciones del medio ambiente determinan cuál de las dos será la que llegue a manifestarse. Igual ocurre con el color de la piel de los conejos rusos. En estos casos se habla de *modificabilidad* o variabilidad *discontinua*, por contraste con la *modificabilidad continua* que se observa en el caso de las habas, por ejemplo. En los dos casos de modificación discontinua —en la primavera china y en los conejos rusos— puede observarse que el mecanismo operativo fundamental es la temperatura: la función de un enzima que determina la pigmentación y que depende de un gen es activada por una variación de la temperatura exterior.

Volvamos a nuestro ejemplo de las habas: también en este caso podemos afirmar que lo que es hereditario es la capacidad de las plantas de producir semillas con unas dimensiones que oscilan entre 11,5 y 19,5 milímetros; éstos son los límites. Johannsen no llegó a conseguir, pese a sus numerosos intentos, obtener de sus semillas de "línea pura"*, plantas que produjeran semillas más grandes o más pequeñas. Por tanto, podemos decir que cuando se ha conseguido la pureza genética, es decir, cuando se trata de un patrimonio genético homocigótico y uniforme (línea pura), la variabilidad dependerá única y exclusivamente de los factores ambientales, y en tal caso las variaciones del carácter en la descendencia se mantendrán uniformes de generación en generación y la selección será ya ineficaz. Este hecho viene a poner de manifiesto una vez más la importancia de las mutaciones para el proceso de la evolución.

¿No es posible aumentar el tamaño de las semillas mediante la mejora del abastecimiento de agua, de la alimentación, de la composición del suelo, etc.? Entonces, ¿para qué labrar y abonar el terreno?

Se ha intentado una y otra vez, pero los límites del crecimiento de las semillas —que en nuestro ejemplo son 11,5 y 19,5 mm— no pueden alterarse ni con abonos ni sin abonos. Sin embargo, abonar la tierra representa otro tipo de ventaja. La figura 3-18 nos muestra la distribución de los tamaños de las semillas producidas por plantas que se han desarrollado en una parcela bien estercolada. La curva se desplaza hacia la derecha y el tamaño medio aumenta considerablemente, aunque sin traspasar los límites generales. Es importante comprender que el patrimonio genético impone unos límites que son inalterables a menos que se produzcan mutaciones; sin embargo, dentro de estos límites, el medio ambiente puede ejercer una mejor o peor influencia en el desarrollo de los caracteres. Podemos resumir esta relación mediante la "ecuación":

Genotipo + medio ambiente → Fenotipo

Es decir: *el fenotipo es siempre el resultado de la interacción del genotipo con las condiciones del medio ambiente. Los caracteres son el resultado de la reacción del genotipo ante un medio ambiente determinado.*

Vemos, pues, que los factores hereditarios no determinan la formación de los caracteres hasta el último detalle, sino que más bien les imponen ciertas pautas. El margen de dichas pautas puede ser muy limitado, como ocurre, por ejemplo, con el caso de la formación de los grupos sanguíneos, en el que el medio ambiente no tiene ninguna posibilidad de influir para "modificarlos". Es sólo el genotipo el que determina el grupo sanguíneo. En el caso de modificaciones discontinuas (o variabilidad discontinua) el medio ambiente siempre tiene posibilidades para determinar la exteriorización de una carácter u otro; en la variabilidad continua se produce un campo de variabilidad sin saltos bruscos dentro de ciertos límites, más o menos amplios, en relación con las diferentes magnitudes cuantitativas, como la longitud, pigmentación, etc. Podemos distinguir, por tanto, entre caracteres *estables* e *inestables* en relación con el medio ambiente. El peso humano, por ejemplo, sería un carácter inestable.

El margen que permite el genotipo en el desarrollo de un carácter se denomina *latitud de modificación* o *norma de reacción* y es lo que determina *las posibles maneras en que un individuo puede reaccionar ante las diferentes circunstancias ambientales en función de su genotipo.* Así pues, lo que se hereda estrictamente es la *norma de reacción*, por ejemplo, la posibilidad de dar exclusivamente flores blancas o rojas, o de producir semillas de una longitud entre 11,5 y 19,5 mm.

* Conjunto de plantas (o animales) descendientes de padres homocigóticos, obtenidos generalmente por autofecundación.



Fig. 3-19. En China ha existido durante siglos la tradición de vendar los pies a las niñas desde su nacimiento, lo que producía graves deformaciones. Sin embargo, los pies así deformados y empequeñecidos eran considerados bonitos y atractivos; ¡y además impedía que las mujeres pudieran escaparse de casa!

El genotipo impone los límites, pero concede cierto margen. Esto es un hecho muy importante. El individuo no queda determinado hereditariamente hasta en sus más ínfimos detalles, sino que se le permite un margen de variabilidad. De esta forma puede adaptarse, ciñéndose individualmente a las condiciones de su entorno particular.

Entonces ¿son o no hereditarias las modificaciones? Por lo que sabemos de ellas, podemos decir con toda seguridad que no. ¿Cómo concebía Lamarck (véase página 62) el desarrollo de los largos cuellos de las jirafas?

En realidad, lo que Lamarck postulaba, o, al menos, daba como hecho cierto, no era otra cosa que la "transmisión hereditaria de caracteres adquiridos", es decir, la transmisión hereditaria de las modificaciones. Pero, como

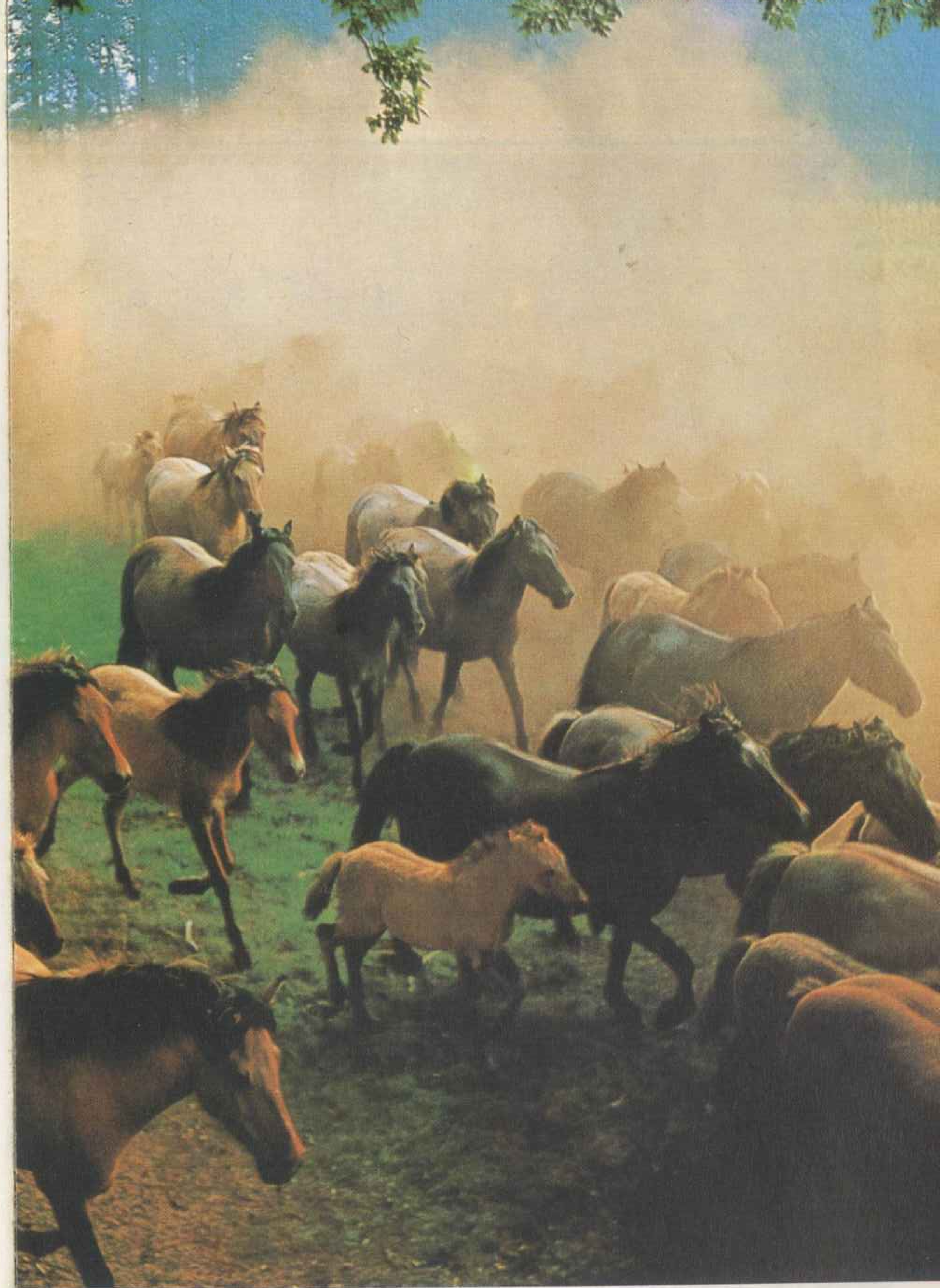


Lámina 1-1. Caballos salvajes galopando en manada por la amplia estepa.

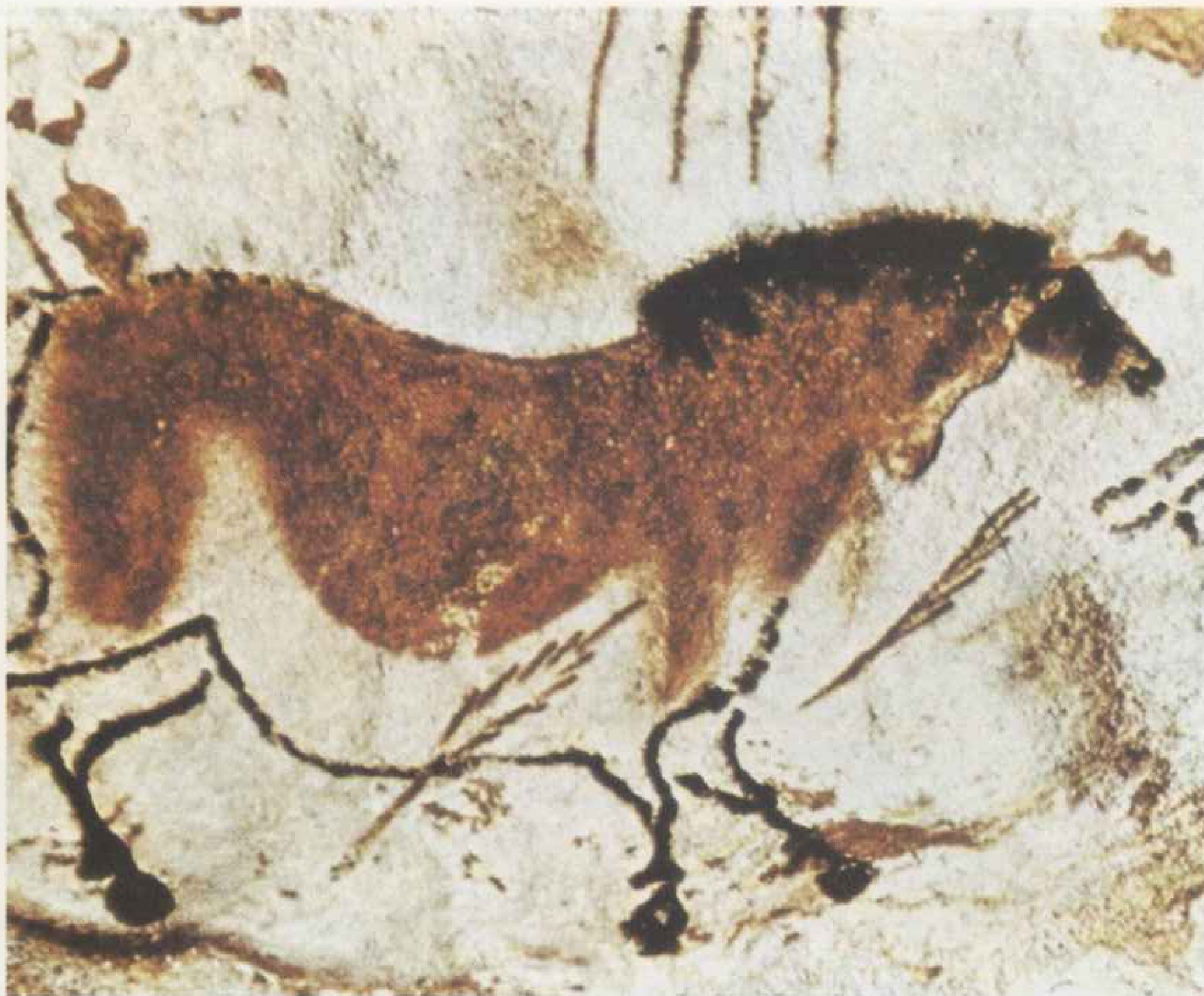


Lámina 1-2. Pintura rupestre de la cueva de Lascaux que representa un caballo salvaje. La pintura mide 1,40 metros de largo. Procede de finales del magdaleniense (entre 10.000 y 20.000 años a. C.).

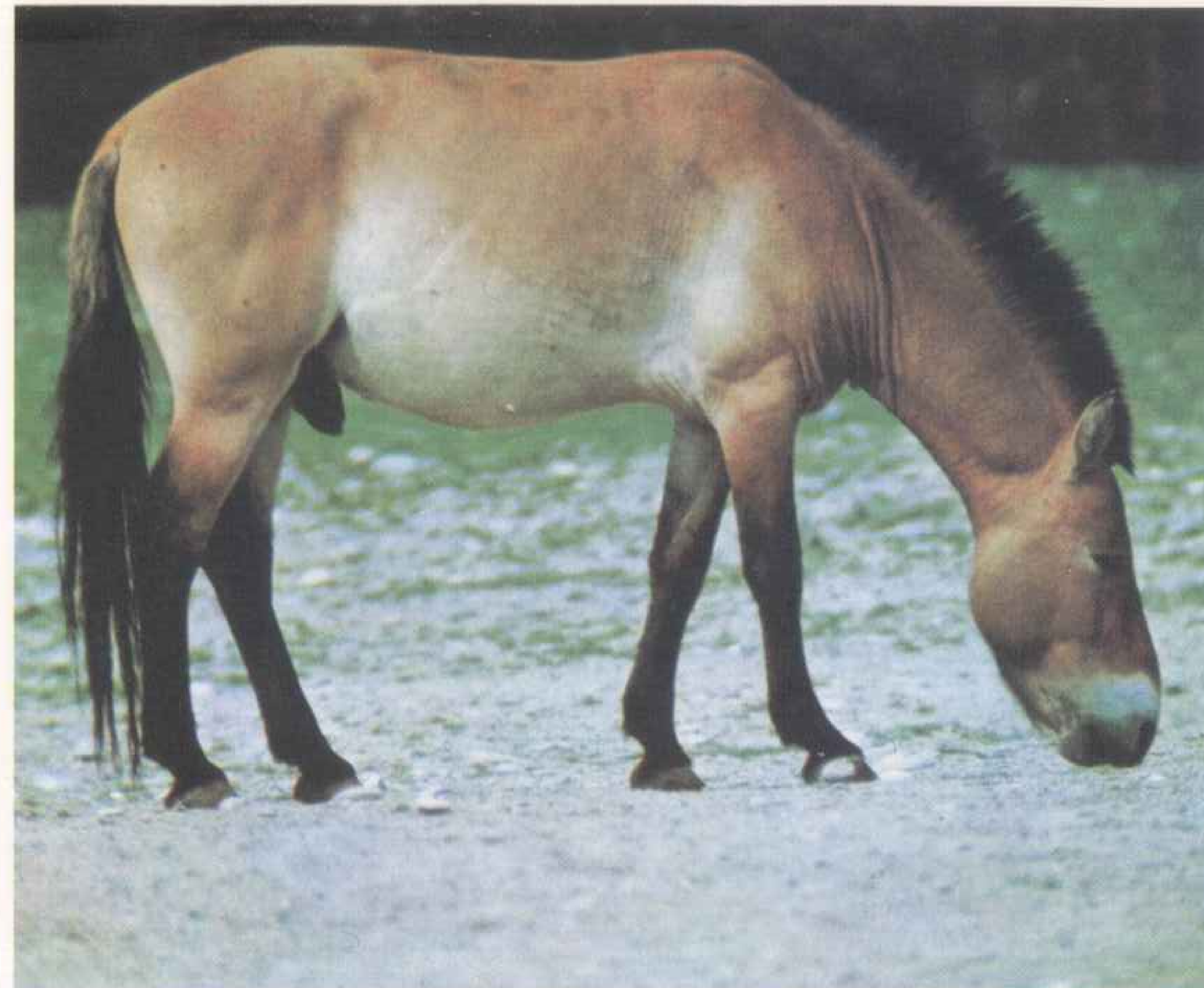


Lámina 1-3. Caballo de Przewalski.





Lámina 1-4. Dientes de tiburón fósiles encontrados a orillas del lago Constanza. *Abajo:* impronta de un *Lepidodendrum* de finales del carbonífero.

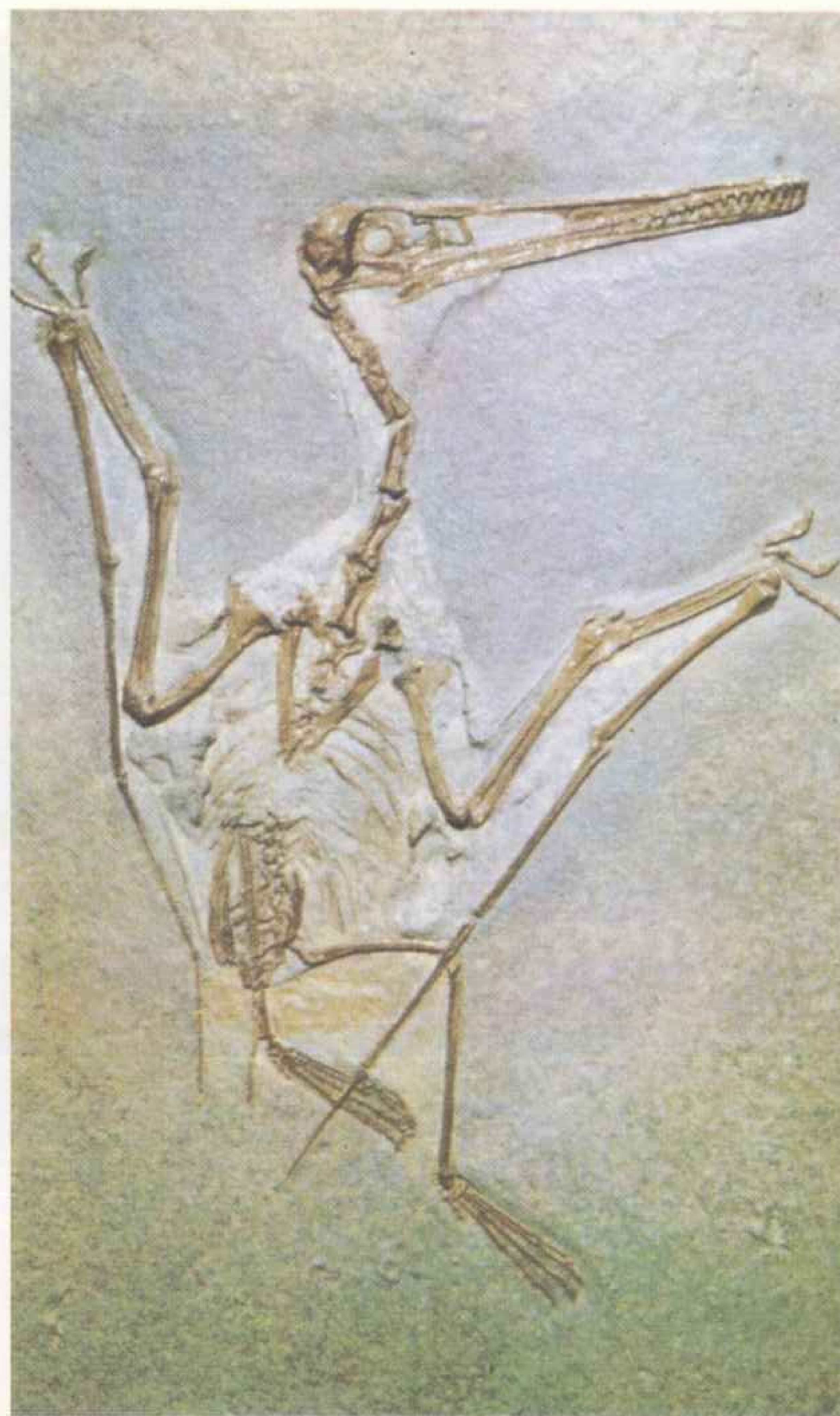


Lámina 1-5. Fósil de un pterosaurio. Tiene una longitud de 24 cm. Este grupo de reptiles vivió en el mesozoico y se extinguió hace unos 60 millones de años. La piel que formaba sus alas estaba sujeta por su prolongado cuarto dedo y el cuerpo. El fósil pertenece a finales del jurásico.



Lámina 1-6. Fronde de un helecho *(Pecopteris)* de finales del carbonífero (hace unos 290 millones de años). Fue encontrado en Ponteba, Italia.

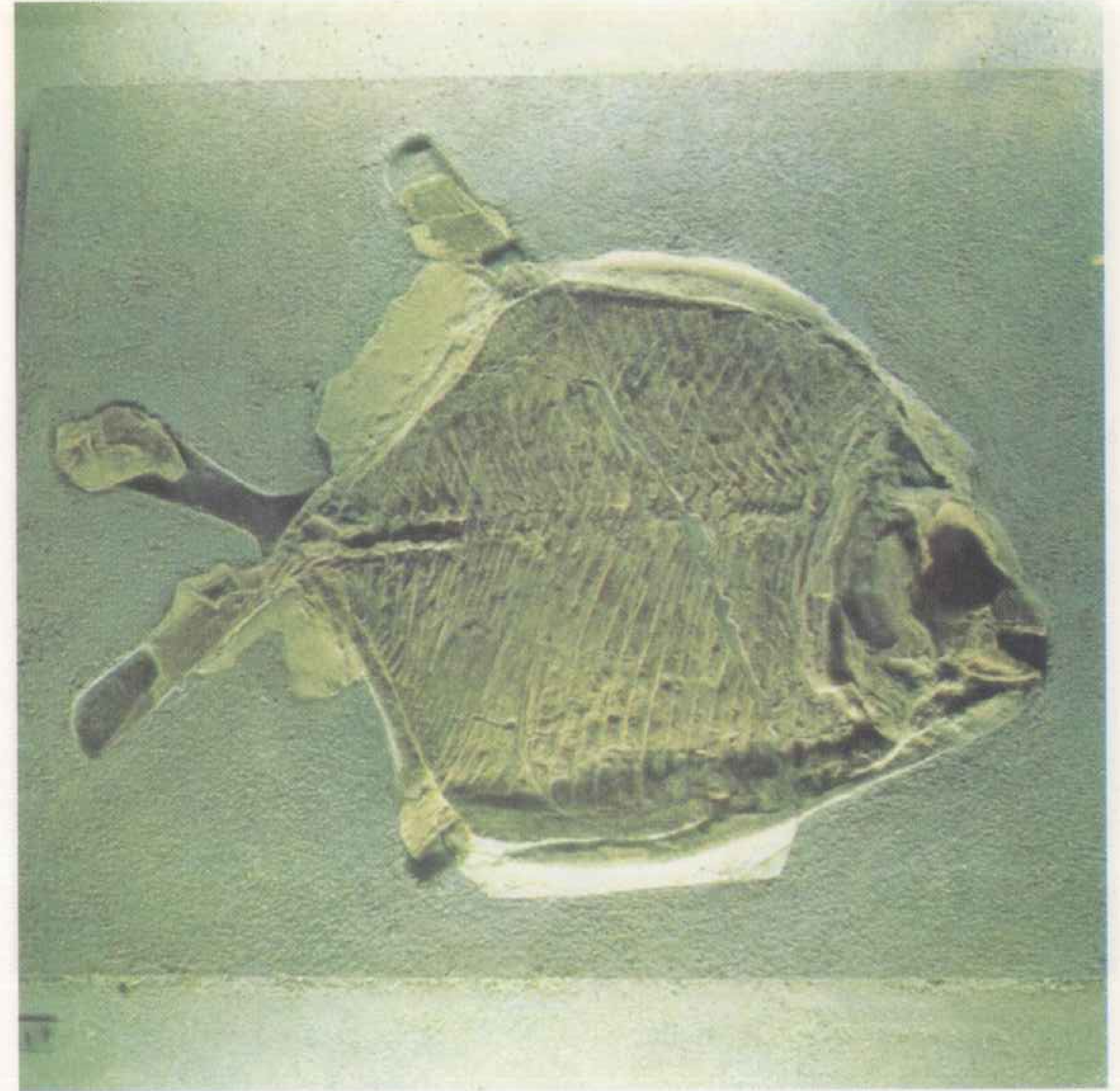


Lámina 1-7 *Gyrodus circularis*, pez de finales del jurásico (hace unos 140 millones de años). Fue encontrado en una cantera de Langenaltheim, Baviera, Alemania.



Lámina 1-8. *Izquierda:* Hojas fósiles. *Derecha:* Ammonites.



Lámina 1-9. Almejas de agua dulce *(Anodonta lavateri)*, encontradas a orillas del lago Constanza.



Lámina 1-10. Madera petrificada en el Petrifield Forest National Park de Arizona, Estados Unidos.





Lámina 1-11. *Arriba:* Huella fósil del pie con tres dedos de un caballo. *Abajo:* Trabajos de preparación de un fósil (en este caso de cocodrilo) con un torno de dentista.



Lámina 1-12. Estratificación que puede observarse en una pared rocosa.





Lámina 1-13. *Arriba:* Alacrán cebollero o grillo-topo. *Abajo:* Topo común.

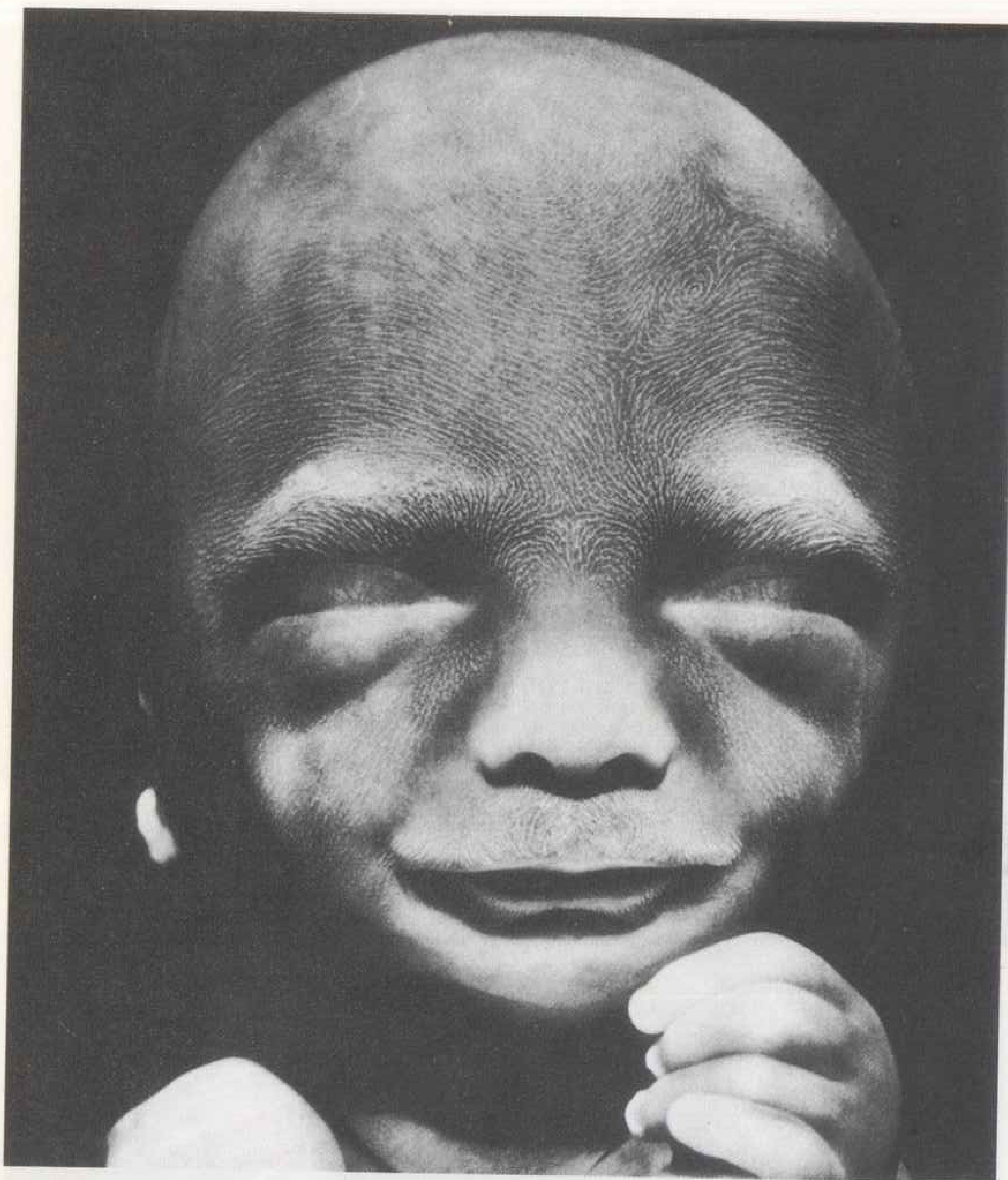


Lámina 1-14. Lanugo de un embrión humano de cuatro meses y medio. Mide aproximadamente 25 cm de longitud (por cortesía de L. Nilson, *Ein Kind entsteht* —"La formación de un niño"—, Munich, 1977).

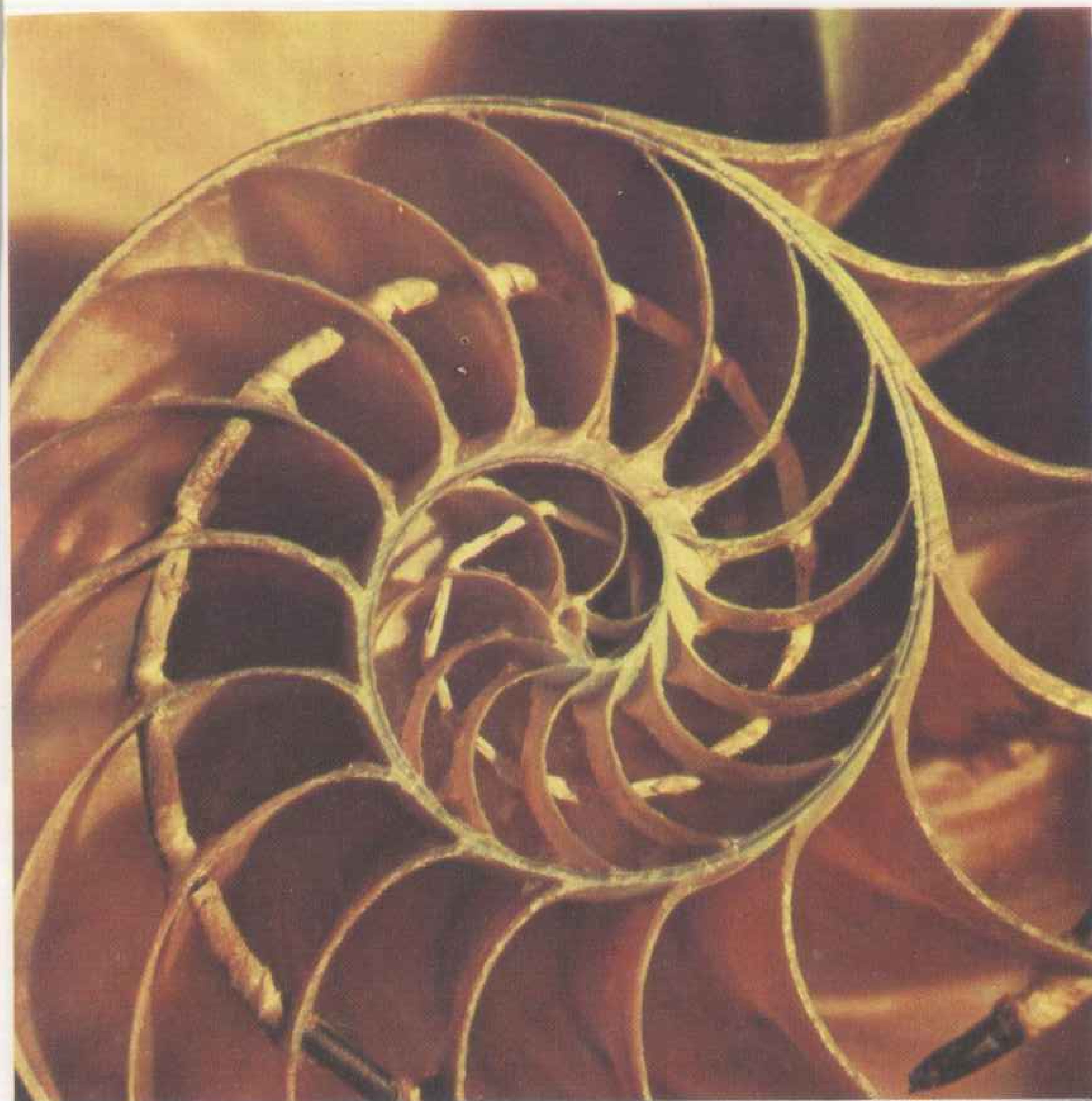


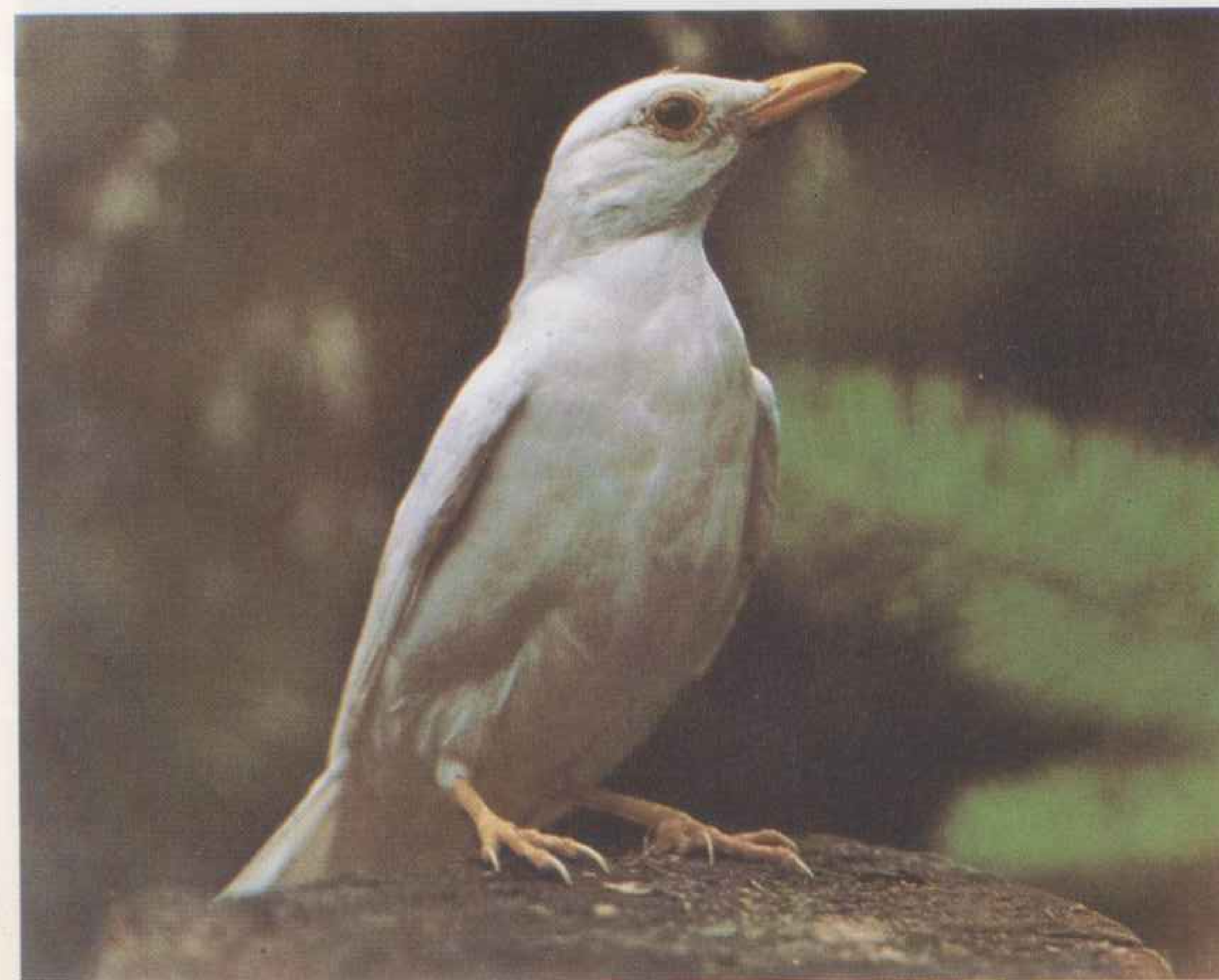
Lámina 2-1. Concha del nautilo o argonauta. Este molusco cefalópodo está considerado como "fósil viviente", puesto que, como dice el zoólogo Künh, «debería haberse extinguido hace ya mucho tiempo». Sus innumerables parientes de antaño son conocidos como ammonites. El *Nautilus* vive a unos 500 metros de profundidad, en las aguas en donde se unen el océano Índico y el Pacífico. La fotografía muestra una sección de la concha de uno de estos animales, lo que nos permite ver las cámaras de gas y los canales por donde pasa el músculo tensor.



Lámina 3-1. Niño enfermo de fenilcetonuria. El gen causante de esta enfermedad es recesivo; su genotipo es, por tanto, *aa*. Los enfermos segregan con la orina ácido fenilpirúvico, que al ser mezclado con $FeCl_3$ da una coloración azul verdosa; a la izquierda, el tubo de ensayo que contiene orina normal.

Lámina 3-2. *Arriba:* Mutaciones en el reino vegetal: avellano de "sacacorchos". *Abajo:* Mutaciones en animales: mirlo albino.





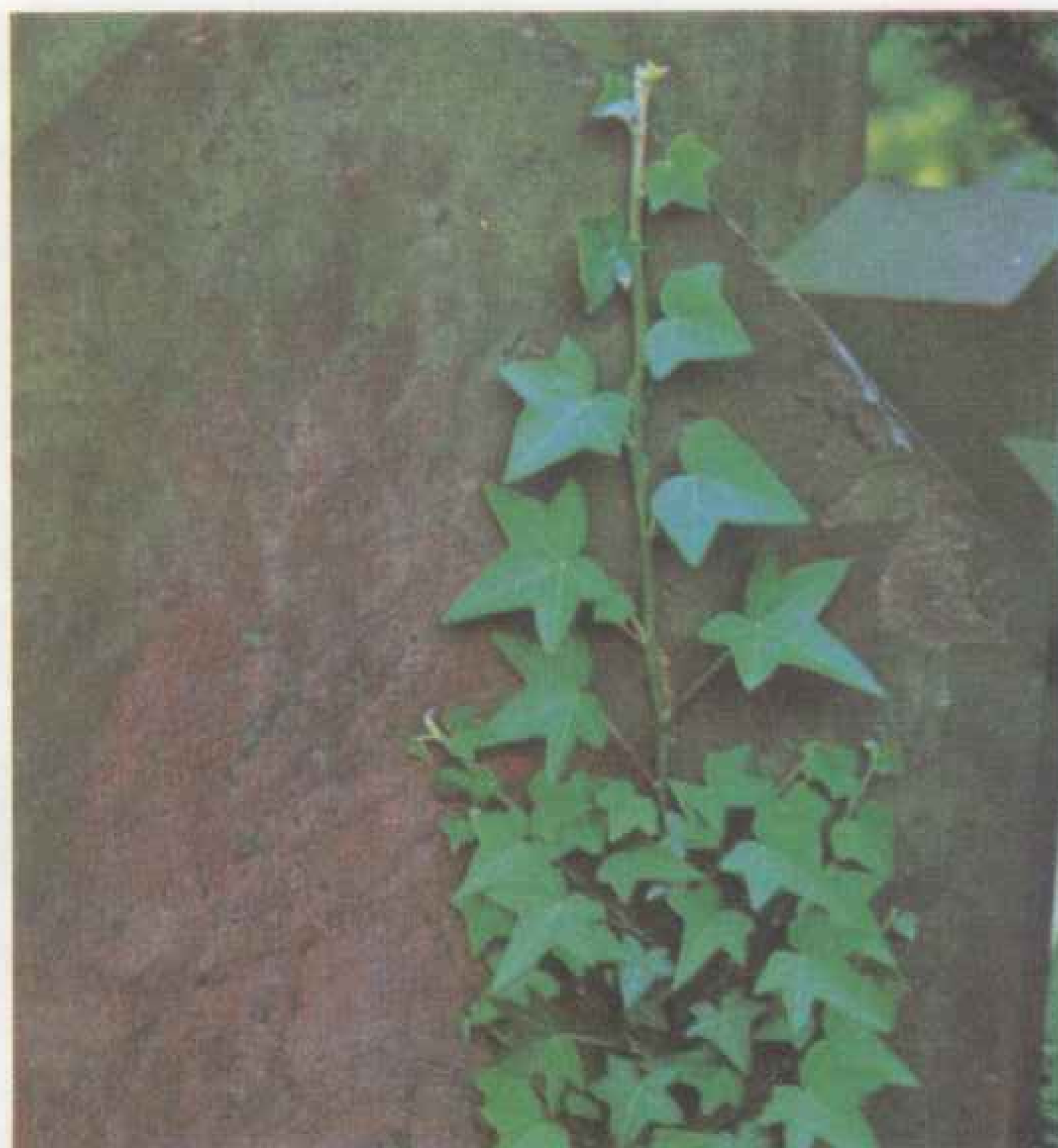




Lámina 3-3. Diferentes formas de las hojas de la hiedra: en primavera (arriba, sin flor) y en verano (abajo, con flor o fruto). En estos casos se habla de *heterofilia* (del griego *hetero,* diverso, diferente, y *phyllum,* hoja).

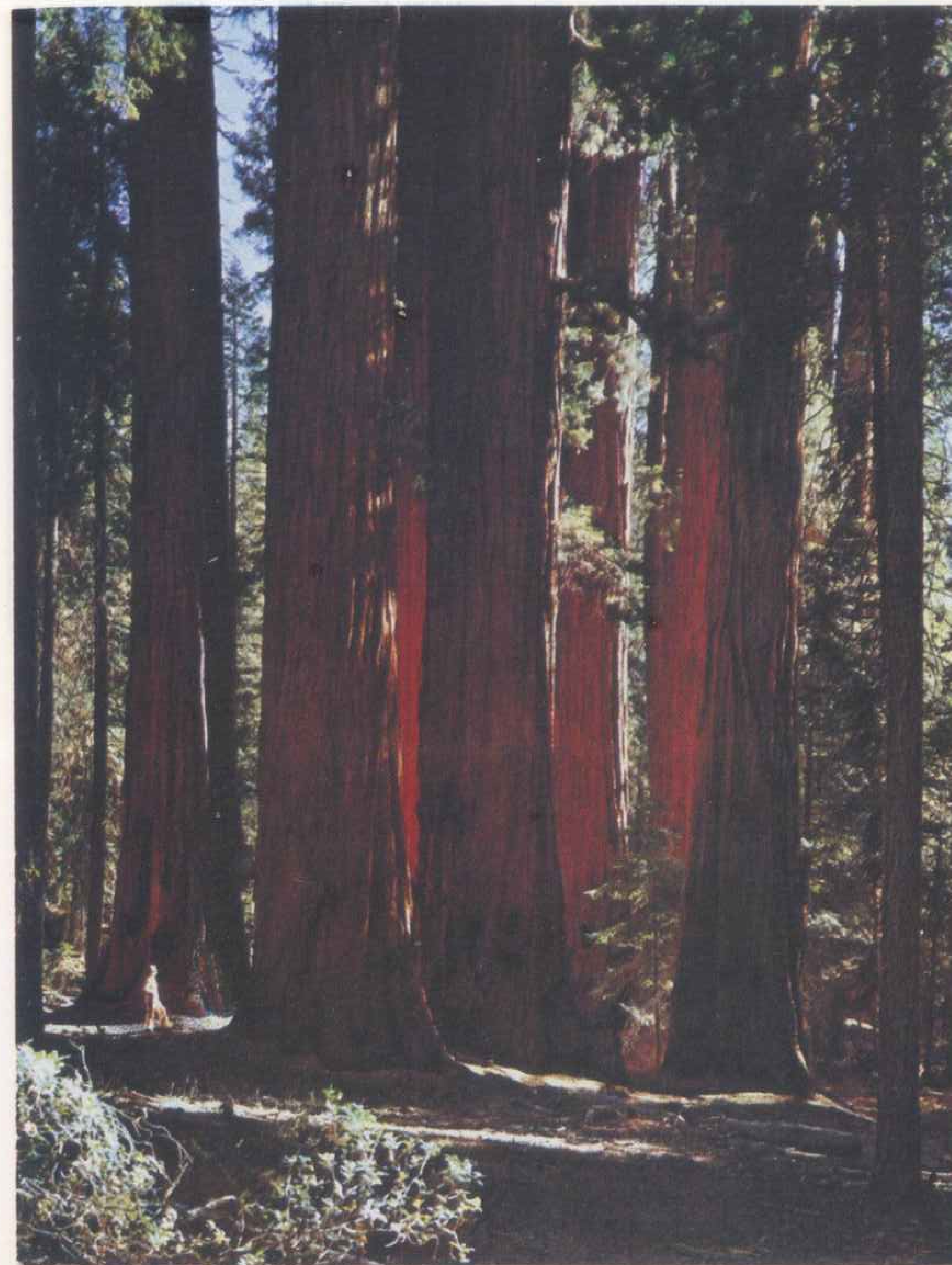


Lámina 4-1. Las secuoyas gigantes viven actualmente en América del Norte. Llegan a alcanzar una altura de unos 120 metros y una edad de más de 3.000 años.



Lámina 4-2. La familia del ginkgo ya existía hace 270 millones de años. En el Mesozoico y en el Terciario se propagaron por todo el mundo. Actualmente sólo queda ya el árbol ginkgo que se da en China y Japón.



Lámina 4-3. Los primeros cangrejos de las Molucas (cacerolas) aparecieron en el Devónico y en el Carbonífero. Hoy día sólo existen algunas especies de este animal —que puede llegar a medir 60 cm de largo, incluido el pincho de la cola— en las costas de Norteamérica y Asia. Viven en el fondo del mar y se alimentan de gusanos y moluscos.







Lámina 4-4. *Izquierda:* Pájaro de vestimenta (drepanídido de Hawai). *Derecha:* Colibrí. *Centro:* Melifágido.



Lámina 4-5. La draba es una mala hierba frecuente en los campos de cultivo. No tiene grandes exigencias y se contenta incluso con los terrenos menos fértiles. Florece poco después de fundirse las nieves y vuelve a desaparecer en mayo. La fotografía muestra un ejemplar particularmente hermoso de esta planta.



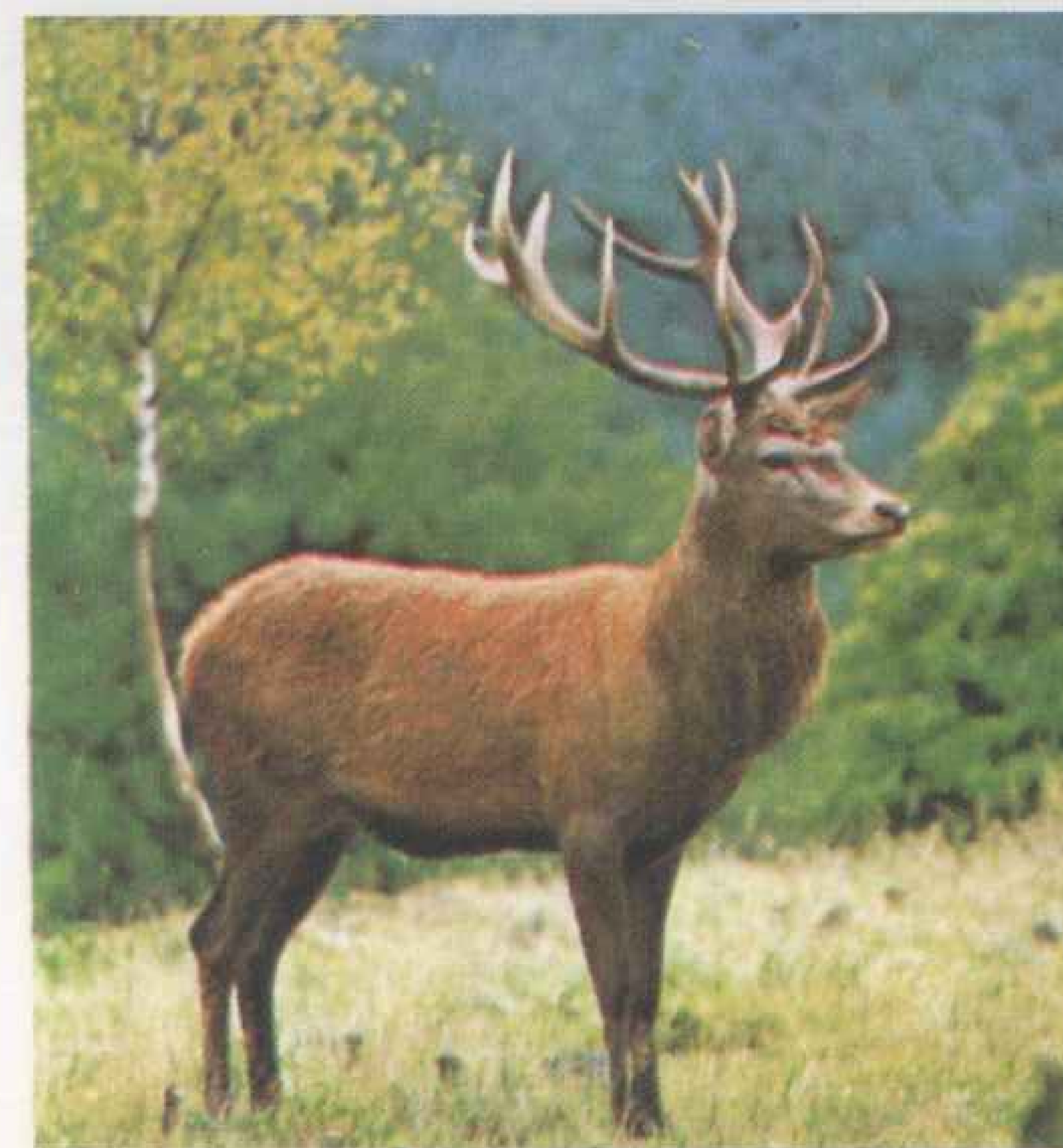


Lámina 4-6. *Arriba:* Wapiti. Mide hasta dos metros y medio de largo, y pesa más de 300 kilos. En la actualidad existen algunas poblaciones representativas en los parques naturales de la parte oeste de América del Norte. *Abajo:* Ciervo rojo.



Lámina 5-1. Equidna. Este animal introduce los huevos recién puestos en una bolsa que tiene en su vientre y los incuba allí. Al igual que el ornitorrinco, habita en Australia y en Tasmania, y forma junto a este último el grupo de los mamíferos ovíparos, que constituyen los mamíferos más primitivos. Véase también pág. 272.



Lámina 5-2. Ornitorrinco. Mide unos 60 cm de longitud. Vive en las orillas de aguas estancadas o corrientes, y se alimenta de invertebrados y de peces. No posee bolsa (marsupio); la hembra pone dos huevos que incuba en su madriguera durante un período de 7 a 10 días.

hemos visto, las modificaciones no están determinadas por ningún gen en particular, sino que más bien constituyen respuestas individuales a las exigencias del medio ambiente, y, por tanto, no pueden transmitirse por herencia.

Aunque parecía improbable obtener resultados tangibles para demostrar la transmisión hereditaria de caracteres adquiridos, se llevaron a cabo ciertos experimentos en serie —por ejemplo, cortar el rabo a ratones a lo largo de treinta generaciones— sin conseguir en ninguno resultados positivos. En realidad no eran necesarios tales experimentos.

Durante cientos de años los chinos han vendado los pies de sus hijas para impedir su crecimiento, causando deformación; sin embargo, los niños chinos han seguido naciendo con los pies normales. Los judíos practican desde tiempo inmemorial la circuncisión, pero sus hijos siguen naciendo con el prepucio intacto. Y, hasta el presente, las niñas siguen teniendo himen cuando nacen.

Resumiendo: las modificaciones, por ser adaptaciones *individuales* de los organismos a su entorno, no son hereditarias; en cambio, las mutaciones, en combinación con el fenómeno de la selección natural, permiten la adaptación de *toda la especie* y se *transmiten hereditariamente.*

Con esto queda invalidada la interpretación que Lamarck hace de la evolución. El hijo de un herrero quizás herede de su padre la tendencia a desarrollar una poderosa musculatura; pero sólo tras largos años de golpear el hierro llegará a poseerla. La hija puede heredar el talento musical de sus padres, pero tendrá que aprender y practicar antes de llegar a convertirse en un buen músico. Y no podrá transmitir a sus hijos la capacidad de tocar el piano; al menos no genéticamente.

Los genes son unidades funcionales que, a través de la síntesis de determinadas proteínas, se ocupan de la formación de los caracteres. A la vez son unidades de recombinación y también —como hemos podido ver en los párra-

fos anteriores— unidades de mutación, puesto que pueden experimentar diferentes alteraciones. Estos dos últimos aspectos nos conducen de nuevo —ahora desde la perspectiva de la genética— al proceso de la evolución. Hemos presentado la *teoría de la descendencia*, ya desde el primer capítulo, como una realidad. Ahora debemos ocuparnos de las *causas* de la descendencia y ésa precisamente es la tarea de la teoría de la evolución, a la que dedicaremos el cuarto capítulo de este libro.

IV. LA TEORÍA SINTÉTICA DE LA EVOLUCIÓN

En el primer capítulo nos ocupamos principalmente de la teoría de la descendencia; en el segundo, de las interpretaciones que nos ofrecen el lamarckismo y el darvinismo, las dos principales y más conocidas teorías sobre la evolución. Al hacerlo, tuvimos ocasión de analizar los puntos más polémicos de la teoría de Lamarck, así como el eslabón más débil de la concepción de Darwin: el origen y la transmisión de las variaciones. Al llegar aquí tuvimos que interrumpir nuestras consideraciones para traer a colación la genética, de forma similar a como ocurrió históricamente, puesto que fue la genética la que proporcionó un fundamento sólido al darvinismo.

Ahora que conocemos las bases fundamentales de la genética se nos plantea un gran número de nuevas y antiguas preguntas: ¿proporcionan las mutaciones suficiente materia prima para la evolución?, ¿no sería mejor que existiera un mayor número de mutaciones?, ¿qué papel desempeñan las nuevas combinaciones de genes?, ¿es el azar uno de esos factores?, ¿cómo se forman las nuevas familias, órdenes, clases y tipos?

Se trata de preguntas que exigen una respuesta compleja, por lo que, antes de intentar responder a ellas, vamos a considerar algunos ejemplos que nos permitirán comprender la diferencia existente entre nuestra perspectiva actual y la de épocas anteriores. Hoy día seguimos

apoyándonos en la teoría de Darwin, pero con mucha más seguridad que hace un siglo. Durante este tiempo se han producido muchos avances, incluyendo la posibilidad de realizar experimentos concretos relacionados con el proceso de la evolución. Por tanto, hoy estamos ya en condiciones de observar la naturaleza y hacernos una idea bastante clara de este fenómeno.

OBSERVANDO LA EVOLUCIÓN

El proceso histórico de la descendencia, o filogénesis, no es algo que podamos observar directamente, sino sólo deducir. Sin embargo, disponemos de los resultados de algunas investigaciones sobre el equilibrio armónico que existe entre las mutaciones y el proceso de selección a lo largo de determinados períodos de tiempo, así como de ciertos experimentos con bacterias e insectos, lo que nos permite "observar" realmente la evolución.

La *Biston betularia*, o mariposa del abedul, es un insecto nocturno con una envergadura de tres a cuatro centímetros. Durante el día descansa posada en las ramas o tronco de árboles cubiertos de líquenes de color grisáceo. El color blanco sucio de las alas de esta mariposa contribuye a que sean confundidas con la base sobre la que suelen posarse.

A mediados del siglo pasado comenzaron a observarse cada vez más ejemplares de color oscuro, que fueron denominados por los coleccionistas como "carbonarias". En 1849 se descubrió el primer ejemplar de carbonaria en las inmediaciones de Manchester; en 1895 el 95 % de todas las mariposas de abedul de la zona eran de la variedad carbonaria, presentando una coloración negruzca. Tres años después esta proporción había aumentado hasta un 99 %. No hace muchos años, en la zona comprendida entre Manchester, Leeds y Sheffield, sólo podían encontrarse *Biston betularia* negras. Este fenómeno pudo observarse también en Westfalia del Norte y en las inmediaciones de Hamburgo, en Alemania. En este tiempo se descubrió que se daba un curioso paralelismo: las mariposas negras aparecían solamente en las zonas en donde se había asentado la industria pesada. En el norte y suroeste de Inglaterra, en donde no se ha desarrollado este tipo de industria, sigue dándose todavía actualmente un 100 % de mariposas de color claro. ¿Qué tiene que ver la aparición de estas mariposas negras con la Revolución Industrial del pasado siglo?

El investigador inglés H. B. D. Kettlewell, que estudió detenidamente el fenómeno, partió de la hipótesis de que ya antes del proceso de industrialización existían ejemplares de *Biston betularia* negra, como atestiguaban antiguas colecciones de mariposas. ¿Por qué entonces es precisamente ahora, y no antes, cuando esta variedad empieza a predominar? ¿Qué es lo que ha cambiado en su medio ambiente que esté relacionado con la industria pesada?

Con estas preguntas, Kettlewell trataba de encontrar una interpretación que encajara dentro del proceso de evolución. Entre las mariposas de abedul siempre se habían producido por mutación algunos individuos aislados de color negro. Pero estos ejemplares, al llamar la atención por contrastar con la corteza clara de los árboles en donde se posaban, eran devorados por los pájaros. El gen mutado no podía imponerse. El aumento de la contaminación en los centros industriales ingleses* a causa del hollín y de las emanaciones de gases que contenían dióxido de sulfuro —y que mataban los líquenes del abedul— provocó un cambio drástico en el medio ambiente de *Biston betularia*. Sus lugares de reposo ya no eran de color claro y cubiertos de líquenes, sino oscuros. Ahora eran las mariposas "normales", de un color gris claro, las que eran

* Hace pocos años pudo constatarse que se depositaban mensualmente 20 toneladas de hollín por kilómetro cuadrado.

descubiertas antes por los pájaros, que las devoraban; en cambio, las negras sobrevivían en mayor número y se reproducían más intensamente. El gen "negro" se daba cada vez con mayor frecuencia, y en algunos sitios llegó a desbancar casi por completo al gen responsable del color claro.

Si prescindimos del concepto de mutación, la interpretación que hubiera dado Darwin sería bastante parecida. Pero ¿es correcta? ¿Hay alguna otra observación que permita corroborarla?

Actualmente contamos con toda una gama de este tipo de estudios. A continuación resumiremos sus principales características, lo que esperamos que sirva también para dar una idea de las posibilidades experimentales y de las técnicas de observación que utiliza hoy día la moderna investigación de la evolución.

- ¿No podría ser la propia contaminación lo que provocara la producción de mariposas oscuras? Para comprobar este punto se alimentó a orugas de mariposas claras con hojas contaminadas con hollín, residuos industriales y gases. Pese a todo, las mariposas seguían siendo de color claro.
- En los experimentos de transmisión hereditaria el gen responsable de la pigmentación oscura resultó ser dominante y seguía el esquema de combinaciones establecido por Mendel*.
- Se efectuaron los siguientes experimentos: Se marcó con pintura cierta cantidad de mariposas de color claro y cierta cantidad de mariposas negras, en una proporción de 3 a 1, y se soltaron en un bosque contaminado por el hollín. Al cabo de tres días se volvieron a cazar mediante una trampa luminosa**, obteniéndose 6 mariposas oscuras y una mariposa clara. Como experimento de control, en un bosque no contaminado, se soltaron mariposas de ambos tipos en una proporción de 1 a 1; al recuperarlas, el resultado fue de una mariposa oscura por cada dos claras.
- Se realizaron observaciones directas de la vida de las mariposas, tanto claras como oscuras, en ambientes contaminados y "limpios". Los pájaros hacían presa sobre todo en las mariposas que más destacaban: las claras sobre árboles oscuros y las oscuras sobre los líquenes claros. La "carbonaria" sobrevivía con un 17 % menos de posibilidades cuando el entorno no estaba contaminado, mientras que tenía un 10 % más de posibilidades en las zonas industriales.
- Los experimentos realizados al aire libre en toda Gran Bretaña demostraron que cuanto más extensa era la zona industrial, mayor era la proporción de *Biston betularia* negras. Las mariposas claras siguen todavía existiendo en las regiones sin concentración industrial.

La melanosis industrial nos proporciona un magnífico ejemplo del proceso básico de la evolución: un cambio en las condiciones del medio ambiente aumenta las posibilidades de vida de genotipos "raros" que, en las siguientes generaciones, pasarán a formar parte del patrimonio genético de la especie, llegando a desplazar por completo a la combinación genética original. Aquí podemos vislumbrar una idea nueva: no son los casos individuales lo que importa en el proceso de evolución, sino los cambios que experimenta la frecuencia con que se dan ciertos alelos en una especie determinada. Esto es un hecho que se manifiesta una y otra vez en el estudio de *poblaciones* (véanse págs. 192 y ss.).

Un observador un tanto ingenuo podría interpretar la aparición de la melanosis industrial del siguiente modo: al producirse el deterioro y ennegrecimiento de los troncos y ramas de los árboles a consecuencia de la contaminación producida por el hollín y los gases industriales, sur-

* Es posible que además intervengan otros genes, a los que se denomina *modificadores*.

** Dispositivo para capturar los insectos, que son atraídos por una potente luz.

gen *como reacción* ciertas mutaciones en las mariposas que dan lugar a la pigmentación oscura.

Este tipo de interpretación todavía tenía su importancia a principios de siglo; sin embargo, hoy sabemos con toda seguridad que es errónea. A continuación expondremos algunos ejemplos que lo demuestran. Lo que ocurre es más bien que entre las mutaciones aleatorias que se dan en la especie de color claro, hay algunas que tienen como consecuencia una pigmentación negra. En condiciones normales, este carácter, lejos de suponer una ventaja para la especie, resulta perjudicial. En cambio, en un medio ambiente afectado por el hollín las mutaciones de pigmentación oscura permiten a sus portadores sobrevivir y desarrollarse con éxito, es decir, con un elevado índice de reproducción. Se trata, pues, de la aparición por mutación de un carácter que, independientemente de las condiciones ambientales, vuelve a darse reiteradamente. A este fenómeno se le denomina *preadaptación**.

En circunstancias especiales, los organismos "predispuestos" son capaces de ocupar inmediatamente un nuevo biotopo: las plantas más capaces de resistir los efectos de la sal pueden ser utilizadas como pioneras en la colonización de nuevos territorios salinos. Los caballos que además de comer follaje consiguieron alimentarse de hierba fueron el eslabón que condujo al desarrollo del caballo actual. En todo el patrimonio genético de los miembros de una especie puede haber genes que carecen de significado cuando surgen por una mutación, e incluso siguen sin tener sentido mucho tiempo después, siendo "neutros" para el proceso de la evolución. Estos genes constituyen —al menos en los casos en que son recesivos— una especie de "reserva genética", y los caracteres que determinan pueden adquirir de repente una importancia decisiva

---

* *Preadaptación*, del latín, *prae*, antes, y *adaptare*, adaptarse. Este tecnicismo puede inducir a error, por lo que preferiremos en adelante emplear el término "predisposición" (del latín, *dispositio*, disposición, organización).

en cuanto a la dirección que toma la evolución —ofreciendo a la selección nuevos puntos de apoyo—, en el caso de que se produzca una alteración en el medio ambiente o una nueva combinación genética. Por esto es por lo que la predisposición resulta tan importante para la evolución. La lucha contra los insectos dañinos y el aumento de resistencia de las bacterias a los antibióticos son dos ejemplos actuales de procesos de evolución en marcha. Vamos, pues, a considerarlos más detenidamente. La euforia inicial —de hace algunos años— por la efectividad del DDT* como insecticida pronto decayó: tras varios años de utilizar este veneno, muchos insectos se habían vuelto inmunes a él y no sucumbían en posteriores fumigaciones. ¡Los insectos se habían hecho resistentes al DDT! ¿Qué había ocurrido?

Los experimentos de laboratorio efectuados con la mosca de la fruta demostraron que la resistencia a un determinado insecticida puede transmitirse hereditariamente. Puesto que tras largos años de empleo del DDT se descubrió que entre los insectos libres se daban casos de mayor o menor resistencia, se supuso que podría haber varios genes resistentes que habían sido potenciados, y que los insectos más resistentes eran aquellos en los que se daba una combinación de estos genes. El hecho de que la resistencia se hubiera desarrollado con más fuerza al cabo de los años también apoyaba esta hipótesis.

Posteriores experimentos con la *Drosophila* y con la mosca común han venido a confirmar que esto era realmente lo que ocurría: hay ciertos caracteres que aumentan la resistencia al DDT y que —al menos en principio— se transmiten hereditariamente y de forma independiente.

---

* Abreviatura de diclorodifeniltricloroetano: veneno que actúa por contacto, descubierto por el químico suizo Paul A. Müller, a quien le fue concedido por ello el Premio Nobel en 1948. Este insecticida penetra en el organismo de los insectos atravesando las finas capas de quitina que recubren las patas y las articulaciones, y entre los segmentos que forman su cuerpo. Actúa sobre el sistema nervioso provocando espasmos musculares que llegan a causar la muerte del individuo.

• La capa de quitina de los insectos resistentes es menos permeable al DDT. A través de sus órganos de adhesión absorben tres veces menos veneno que otros insectos.

• Las moscas resistentes disponen de nuevos enzimas que les permiten transformar rápidamente el veneno en un compuesto inocuo.

• Las moscas resistentes tienen mayor cantidad de grasa, en la que se disuelve gran parte del DDT, que queda así almacenado sin causar más daños. En un experimento de laboratorio se comprobó que el DDT almacenado en la grasa de *una* mosca era suficiente para acabar con diez o doce moscas.

• Las moscas resistentes presentaban un tamaño mayor, lo que de por sí les permitiría asimilar una dosis más elevada de insecticida.

• También se observaron cambios de comportamiento. Las moscas resistentes abandonaban las casas durante la noche —que es cuando se acostumbra fumigar con insecticida— y solían evitar las superficies verticales, que son las que más se rocían. Las larvas solían mordisquear las hojas alrededor de las manchas dejadas por la rociada de insecticida.

En el primer ataque con DDT sobre una población de insectos perecieron la mayoría de sus miembros. Sin embargo, ciertos individuos que poseían algunos de los caracteres que hemos mencionado lograron sobrevivir y se aparearon entre sí, lo que dio lugar a una combinación de una resistencia aún mayor.

En la siguiente fumigación —que en general se haría con una cantidad mayor de DDT— volvieron a seleccionarse de nuevo las moscas más resistentes. De esta manera, a lo largo de las sucesivas generaciones fueron concentrándose los diferentes genes resistentes, hasta entonces repartidos entre muchos individuos. Mediante el fenómeno del *crossing-over* los genes resistentes podrían a su vez concentrarse en un mismo cromosoma y, después de la reduplicación y fecundación, llegar a coincidir en un mismo individuo, que presentaría un grado de resistencia máximo. Una mosca de este tipo puede llegar a asimilar una dosis de DDT entre 300 y 1.000 veces superior a la que puede soportar una mosca normal.

La resistencia al DDT se basa, por tanto, en un sistema compuesto por cierto número de genes resistentes que han surgido, en principio, como mutaciones aisladas, y que se han ido introduciendo en el patrimonio genético de toda la población; desde el momento en que surte efecto el veneno, se pone en marcha un proceso de selección en el que estos genes pueden suponer la "salvación" de la especie. Resulta evidente que se trata de un fenómeno de predisposición, y no de una reacción de los insectos frente al insecticida, puesto que el DDT es un producto artificial con el que los insectos nunca habían entrado en contacto. Los individuos que no poseen ningún gen resistente perecen. Sólo aquellos que por azar —y como predisposición— portan alguno de estos genes, consiguen sobrevivir. De hecho, se ha podido observar cómo poblaciones enteras de moscas o langostas sucumbían sin excepción ante el primer ataque con DDT: en el momento en que se utilizó el veneno no existía en el patrimonio genético de estas poblaciones ni un solo gen resistente.

Hacia fines de los cuarenta, los médicos dedicados a la lucha contra las enfermedades infecciosas causadas por bacterias —en la que se utilizó la penicilina, la estreptomicina y otros antibióticos— experimentaron fracasos parecidos a los que se habían dado en la lucha contra los insectos: tras unos brillantes resultados iniciales, comenzó a descender rápidamente el número de éxitos. ¿Qué había ocurrido? ¿Sucedía que las bacterias eran más "fuertes", o es que se habían vuelto resistentes a este tipo de medicamento?

En realidad, este fenómeno tiene la misma explicación que el desarrollo de la resistencia de los insectos. Mediante la aplicación de la penicilina se inicia un proceso de selección de aquellas bacterias que disponen, por casualidad, de algún gen que les permite soportar el ataque de este antibiótico; es decir, que presentan cierta "predisposición". Debido al alto índice de reproducción de tales organismos*, rápidamente se forman nuevas colonias resistentes a la penicilina. Así, a lo largo del tiempo y a través de muchas generaciones de bacterias, se llegaron a "cultivar" involuntariamente —mediante la aplicación de dosis elevadas de antibióticos— tipos de bacterias altamente resistentes**.

Para fundamentar o rebatir esta explicación habría que probar de algún modo la existencia de una predisposición de resistencia a los antibióticos en las bacterias. A continuación describiremos dos ingeniosos experimentos.

El primer experimento fue realizado por el matrimonio americano Lederberg*** en 1952. Sobre una base de gelatina dispuesta para el cultivo se extiende una suspensión bastante diluida conteniendo bacterias *E. coli*****. Al cabo de poco tiempo es posible observar a simple vista toda una serie de colonias de bacterias en pleno desarrollo. Mediante un sello recubierto de una sustancia blanda, que se superpone a la placa de gelatina, es posible "acuñar" el patrón de esas colonias en otras placas cuya gelatina contiene estreptomicina. En los experimentos de los Lederberg se desarrollaron en estas nuevas placas algunas colo-

* En condiciones favorables puede producirse una nueva división cada 20 ó 30 minutos.

** Actualmente se considera que este problema es tan grave, que algunos destacados genetistas americanos han pedido que se suspendan todos los experimentos que puedan dar lugar a nuevas recombinaciones de los factores de resistencia de las bacterias.

*** Joshua Lederberg, nacido en 1925, genetista americano que obtuvo el Premio Nobel en 1969.

**** Se trata de la especie denominada *Escherichia coli*, que se encuentra en el intestino humano.

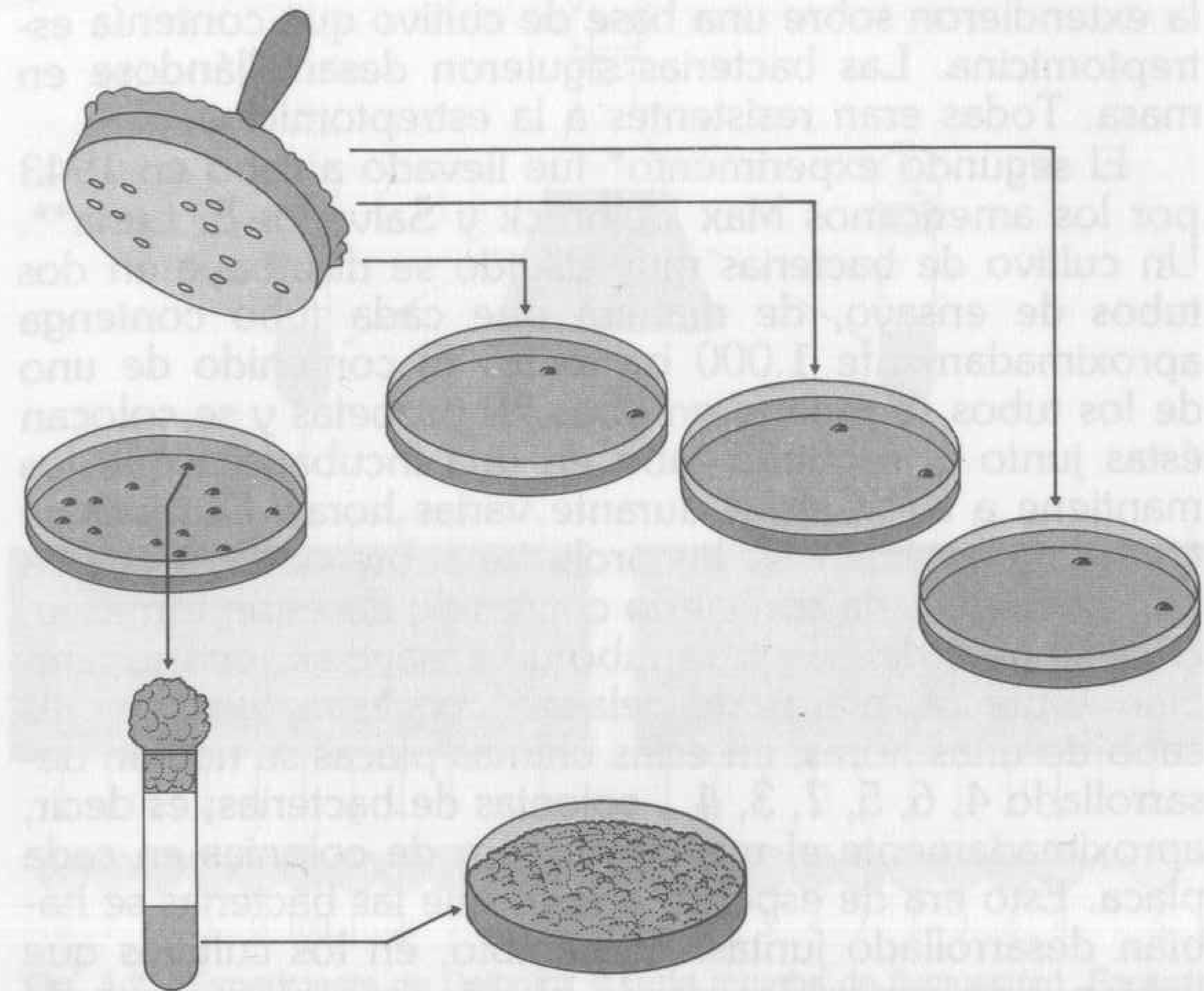


Fig. 4-1. Experimento realizado por el matrimonio Lederberg. Explicación en el texto.

nias aisladas de bacterias y ¡siempre en los mismos lugares! Puede deducirse, por tanto, que estas bacterias eran resistentes a la estreptomicina. Al ser transportado mediante un sello blando, el patrón de distribución de las colonias de bacterias puede ser identificado en cada una de las placas y, por tanto, también se puede identificar en la placa original la situación de las colonias resistentes: en esa localización deberían encontrarse los antepasados de las bacterias resistentes y su descendencia, que, pese a no haber estado anteriormente en contacto con el veneno, poseían, sin embargo, el gen resistente. ¿Podía ser esto cierto? Los Lederberg tomaron entonces parte de estas

bacterias de la placa inicial, prepararon una suspensión y la extendieron sobre una base de cultivo que contenía estreptomicina. Las bacterias siguieron desarrollándose en masa. Todas eran resistentes a la estreptomicina.

El segundo experimento* fue llevado a cabo en 1943 por los americanos Max Delbrück y Salvador E. Luria**. Un cultivo de bacterias muy diluido se distribuye en dos tubos de ensayo, de manera que cada tubo contenga aproximadamente 1.000 bacterias. El contenido de uno de los tubos se reparte en otras 50 probetas y se colocan éstas junto al segundo tubo en una incubadora que los mantiene a 37° Celsius durante varias horas. Después se vierte el contenido de las probetas sobre otras cincuenta placas de gelatina con cierto contenido de estreptomicina. El contenido del segundo tubo de ensayo se reparte también sobre 50 placas de gelatina con estreptomicina. Al cabo de unas horas, en estas últimas placas se habían desarrollado 4, 6, 5, 7, 3, 4... colonias de bacterias; es decir, aproximadamente el mismo número de colonias en cada placa. Esto era de esperar, puesto que las bacterias se habían desarrollado juntas. En cambio, en los cultivos que habían sido separados desde el principio el número de colonias era de 3, 64, 1, 103, 0, 21, 7... Si las mutaciones que dan lugar a la resistencia se hubieran producido en el momento del contacto con la estreptomicina, cada una de estas cincuenta muestras hubiera presentado aproximadamente el mismo número de colonias. Si, por el contrario, los genes resistentes ya se encontraban en la solución inicial, cada una de estas cincuenta pruebas —que inicialmente contenían tan sólo unas 20 bacterias— tendría que contener una cantidad diferente de individuos resistentes: después del período de incubación el número de colonias

* Denominado "prueba de fluctuación".
** Max Delbrück, nacido en 1906, en Berlín, y Salvador Edward Luria, nacido en 1912, en Turín: genetistas americanos que obtuvieron el Premio Nobel en 1969.

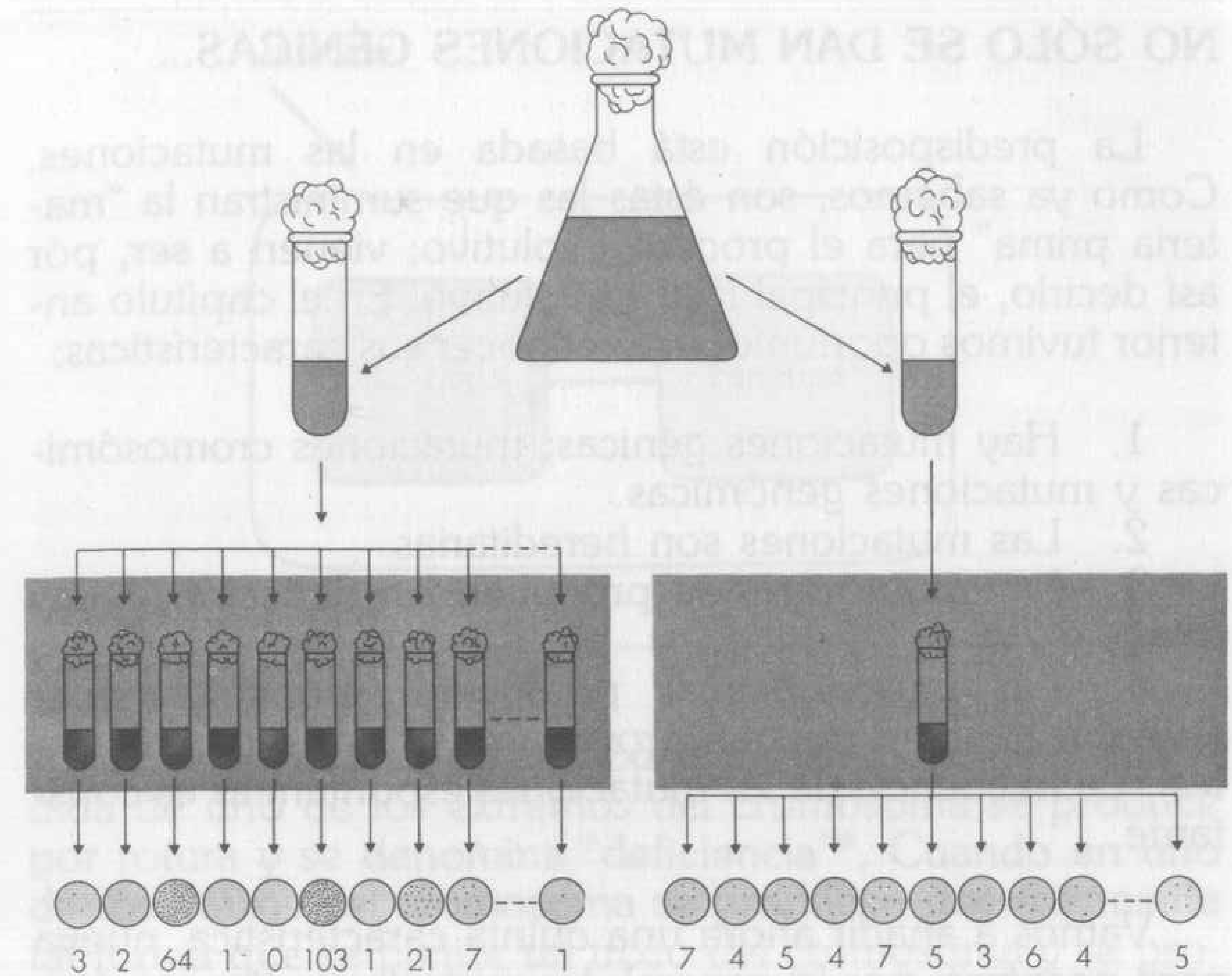


Fig. 4-2. Experimento de Delbrück y Luria (prueba de fluctuación). Explicaciones en el texto.

resistentes tendería a ser distinto en cada placa de cultivo. Y eso fue precisamente lo que ocurrió; con lo que se demuestra que los genes resistentes existían ya antes de que las bacterias entraran por primera vez en contacto con la estreptomicina.

Vemos, por tanto, lo importante que es la "predisposición" en el proceso de la evolución. Solamente a través de ella puede una población estar protegida de los peligros que suelen derivarse de un repentino cambio en el medio ambiente. Es, pues, fundamental estar completamente preparados.

NO SÓLO SE DAN MUTACIONES GÉNICAS...

La predisposición está basada en las mutaciones. Como ya sabemos, son éstas las que suministran la "materia prima" para el proceso evolutivo; vienen a ser, por así decirlo, el principal factor evolutivo. En el capítulo anterior tuvimos oportunidad de conocer sus características:

1. Hay mutaciones génicas, mutaciones cromosómicas y mutaciones genómicas.
2. Las mutaciones son hereditarias.
3. Las mutaciones se producen sin dirección determinada.
4. Las mutaciones se producen espontáneamente (aunque también pueden provocarse por medios artificiales). La frecuencia de las mutaciones espontáneas es constante.

Vamos a añadir ahora una quinta característica, nueva para nosotros: por lo general, las mutaciones tienen efectos negativos. Y es un hecho inquietante, porque ¿cómo pueden constituir la base de una continua evolución? Tendremos que reflexionar más sobre esta cuestión.

El segundo tipo de mutación, la mutación cromosómica, es igualmente importante para la evolución. Morgan ya se había dado cuenta de que la rotura de los cromosomas implicaba un cambio en la disposición de los genes ligados. Este "accidente" produce alteraciones permanentes en la arquitectura del cromosoma, lo que suele tener importantes consecuencias.

Las mutaciones cromosómicas se dan también de forma espontánea y deben considerarse como errores de duplicación. Al igual que las mutaciones génicas, también pueden ser provocadas por irradiación o por ciertos productos químicos. Se distinguen cuatro tipos de mutaciones cromosómicas.

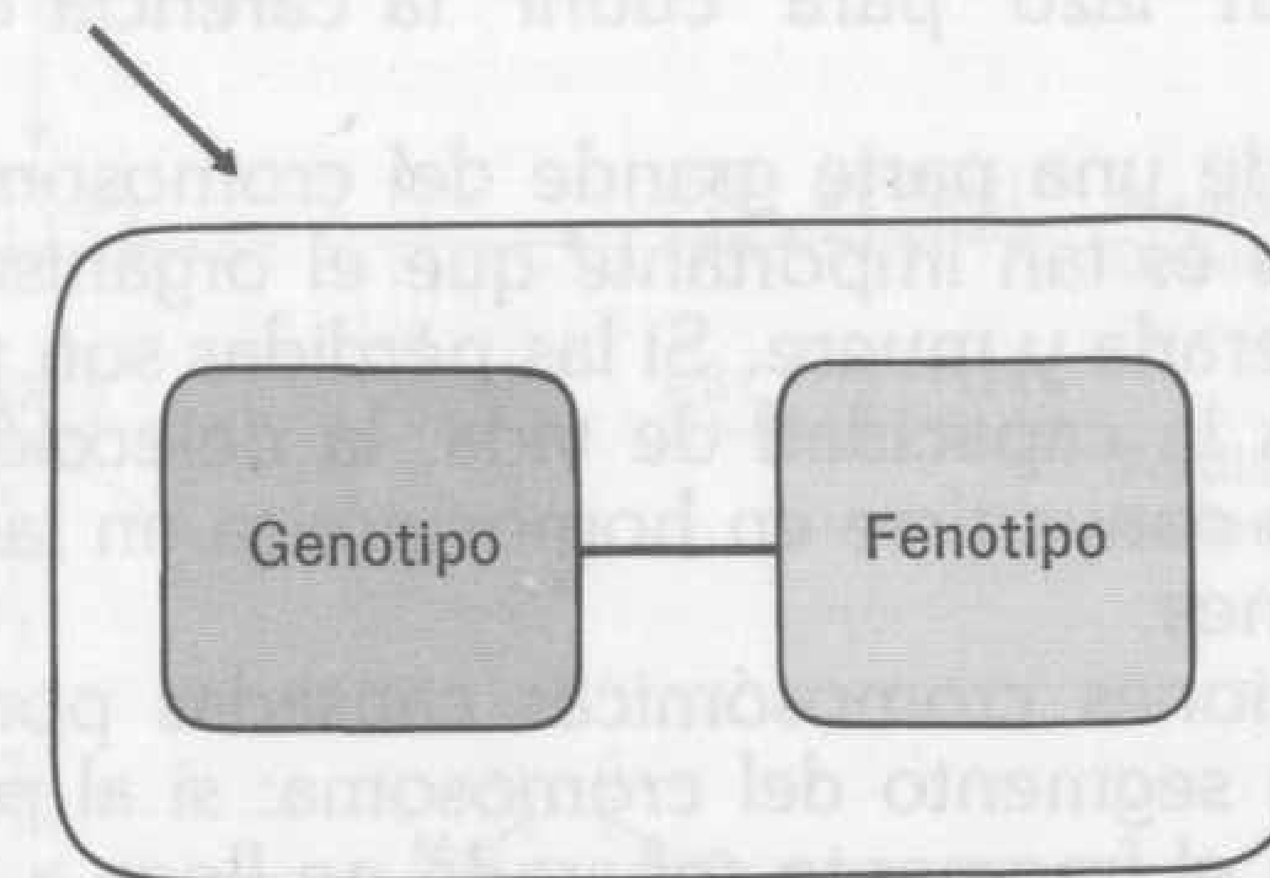


Fig. 4-3.

1. *Por pérdida de una parte del cromosoma.* La pérdida de uno de los extremos del cromosoma se produce por rotura y se denomina "deficiencia"*. Cuando en uno de los brazos del cromosoma se producen dos roturas de tal forma que se pierde un trozo del cromosoma y se produce una posterior fusión —formando un cromosoma más pequeño que el original—, se habla de "delección"**. La delección puede producirse también por un *crossing-over* anómalo. La formación circular (en anillo) de un cromosoma por pérdida de sus extremos y posterior fusión se considera también como delección.

A consecuencia de la pérdida de un segmento de cromosoma se produce una pérdida de series completas de genes. En el caso de genotipos heterocigóticos, si se da la falta de los alelos ...*DEFGH*..., los genes recesivos ...*defgh*... pueden aparecer en el fenotipo.

Al observar los cromosomas gigantes de la *Drosophila*, las delecciones se delatan por la formación de "lazos"

* Del latín *deficere*, caerse.
** Del latín *delere*, borrar, cancelar.

cuando el individuo es homocigótico: el cromosoma intacto forma un "lazo" para "cubrir" la carencia de su homólogo*.

Si se pierde una parte grande del cromosoma la pérdida de genes es tan importante que el organismo no es capaz de superarla y muere. Si las pérdidas son pequeñas y se conserva la capacidad de vida, la delección o deficiencia puede convertirse en homocigótica en las siguientes generaciones.

2. Mutaciones cromosómicas causadas por *duplicación* de algún segmento del cromosoma: si al producirse una delección el fragmento separado no llega a perderse, sino que se incorpora o se "adhiere" al cromosoma homólogo, aparecerá en dicho cromosoma un segmento repetido. Si esta mutación se hace homocigótica, los genes correspondientes estarán cuadruplicados.

El primer caso de duplicación fue descubierto en el cromosoma X de la *Drosophila*. Morgan descubrió una mutación que, sobre todo en los individuos homocigóticos, impide que se formen los ojos. La mutación "Bar" resultó ser la duplicación de un pequeño segmento del cromosoma.

Las duplicaciones son las mutaciones cromosómicas más importantes para la evolución. Consideremos el siguiente proceso: una duplicación provoca que se den repetidos los genes *ABC*. El cromosoma se reproduce en la población por reduplicación y, al cabo del tiempo, los genes *ABC* añadidos experimentan mutaciones génicas. Al cabo de algunas generaciones pueden haber surgido —por estas mutaciones— los genes *KLM*, de manera que se produzcan genotipos como: *KLMABCDE...*, *KlMabcDE...*

La duplicación crea nuevos genes.

* Este tipo de "lazos" (a los que se denomina también *loops*) sirven en los experimentos para determinar la localización de los genes en el cromosoma. Véanse también págs. 107 y 109.

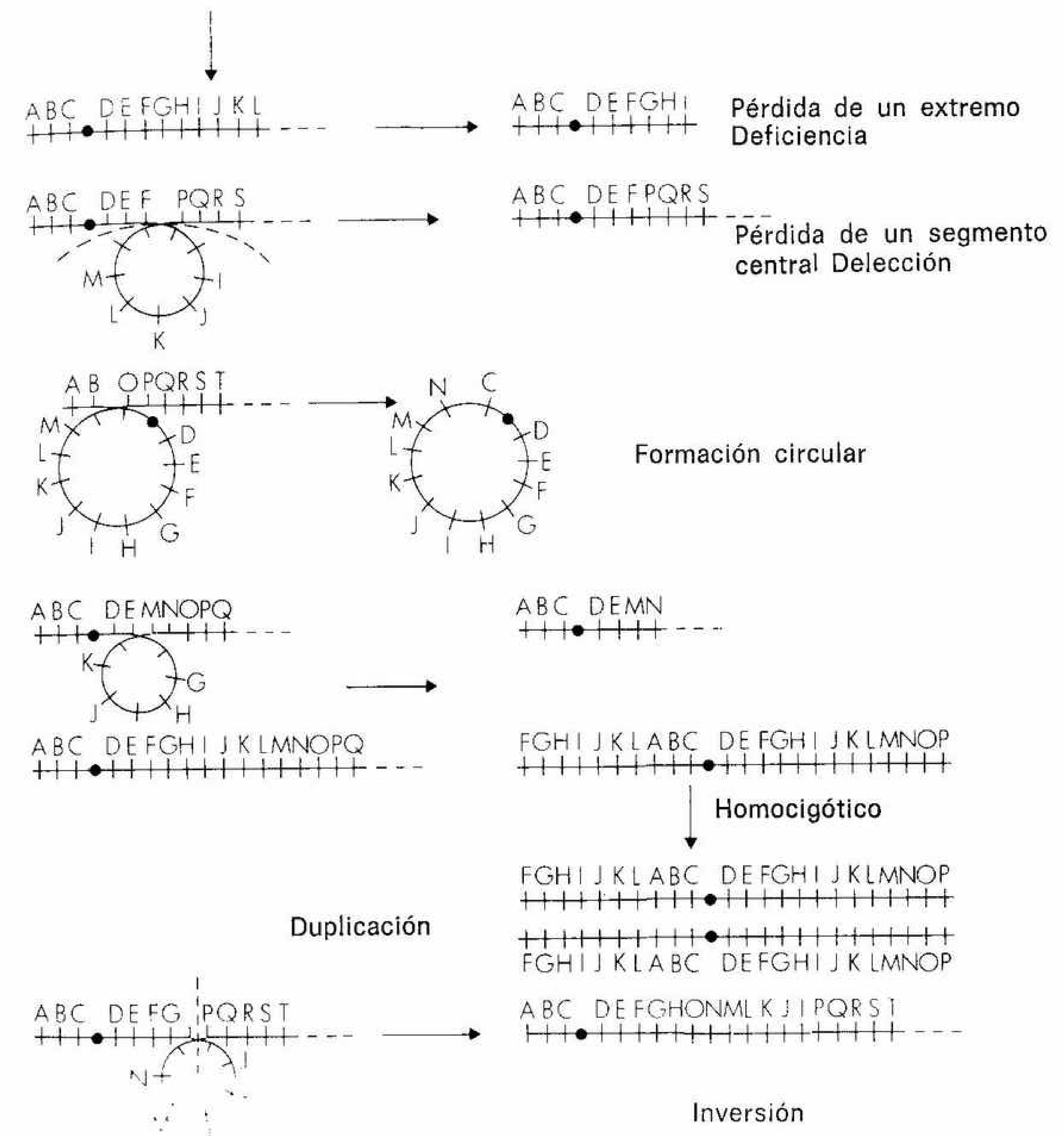


Fig. 4-4. Diferentes tipos de mutaciones cromosómicas. Explicación en el texto.

La proliferación de genes por duplicación demuestra que los seres vivos son capaces de reestructurar su "programa genético" sin necesidad de prescindir de lo viejo.

Los científicos que estudian la evolución están actualmente realizando experimentos para comprobar los efec-

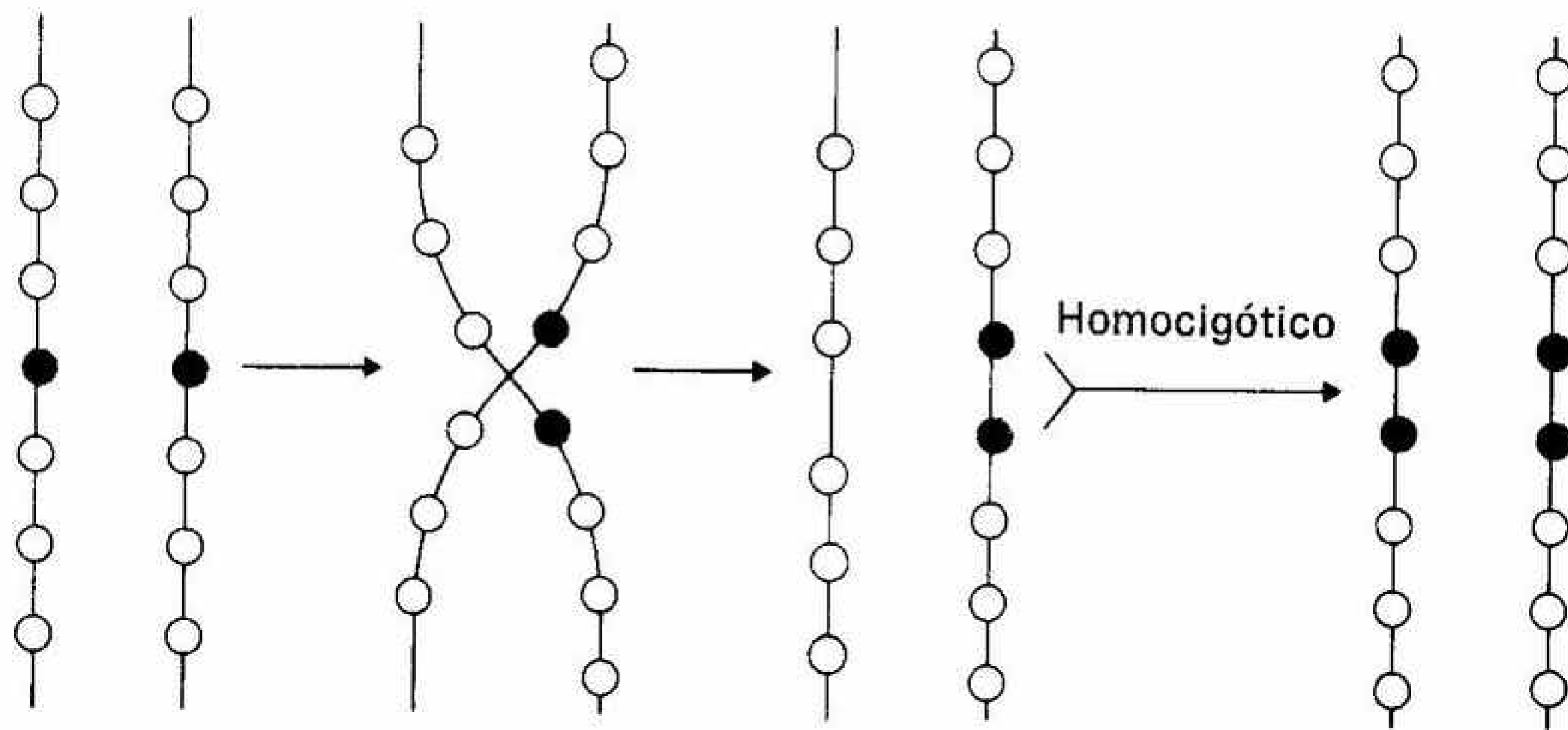


Fig. 4-5. Duplicación causada por un *crossing-over* ilegítimo.

tos que producen las duplicaciones. Los resultados obtenidos hasta ahora, sobre todo en el campo de la inmunología*, proporcionan indicios de que las hipótesis que hemos expuesto son ciertas.

3. Imaginemos que se produce un *crossing-over* con rotura y una doble fusión "equivocada", como se representa esquemáticamente en las figuras 4-4 y 4-5. El resultado es una mutación cromosómica denominada *inversión*: un fragmento del cromosoma ha quedado invertido en 180° y, por tanto, los genes localizados en dicho fragmento tienen su secuencia invertida. Las inversiones se producen con bastante frecuencia. En casos homocigóticos, los cromosomas de la *Drosophila* permiten reconocer este tipo de mutación por su tendencia a formar "lazos" en el lugar afectado. También se observan a menudo inversiones superpuestas, que dificultan enormemente la formación del "lazo". Esto contribuye a que en individuos heterocigóticos y con un fragmento invertido, la frecuencia

* Parte de la microbiología que estudia la resistencia de los organismos frente a las infecciones o envenenamientos.

de intercambio en el cromosoma afectado —tanto en el lugar de la inversión como en el resto— esté notablemente disminuida. Precisamente por esto las inversiones tienen una gran importancia en la evolución, puesto que contribuyen a impedir que grupos de genes que gobiernan el cumplimiento de una función determinada puedan desligarse a través del *crossing-over* y el intercambio genético*.

4. La fusión de un fragmento de un cromosoma en otro cromosoma no homólogo se denomina *translocación*. Como suele producirse de forma recíproca, se habla también de translocación recíproca**.

RECOMBINACIÓN: ASIMILACIÓN INICIAL DE LAS MUTACIONES

El gen mutado no es sometido de inmediato a la selección natural. La selección sólo discrimina los fenotipos, es decir, las manifestaciones de la totalidad del patrimonio genético. Los genotipos, en cambio, son combinaciones de genes; lo que quiere decir que la "utilidad" de cada mutación es puesta a prueba en cooperación con todos los demás genes, o, mejor dicho, en el conjunto del patrimonio genético. Esto puede aplicarse tanto a las mutaciones génicas como a las cromosómicas. Las mutaciones adquieren valor sólo mediante el establecimiento de combinaciones con otros genes, y este proceso se ve enormemente favorecido por la incidencia del *crossing-over* y de mutaciones cromosómicas. Del mismo modo que las mutaciones individuales se producen sin una meta determinada, este proceso de recombinación se desarrolla también

* Naturalmente, esto sólo se produce en estado heterocigótico; por tanto, en caso de inversión, la selección discrimina en contra de la homocigosis.
** En la duplicación el fragmento de un cromosoma se incorpora al cromosoma homólogo; en la translocación la incorporación se realiza en un cromosoma distinto.

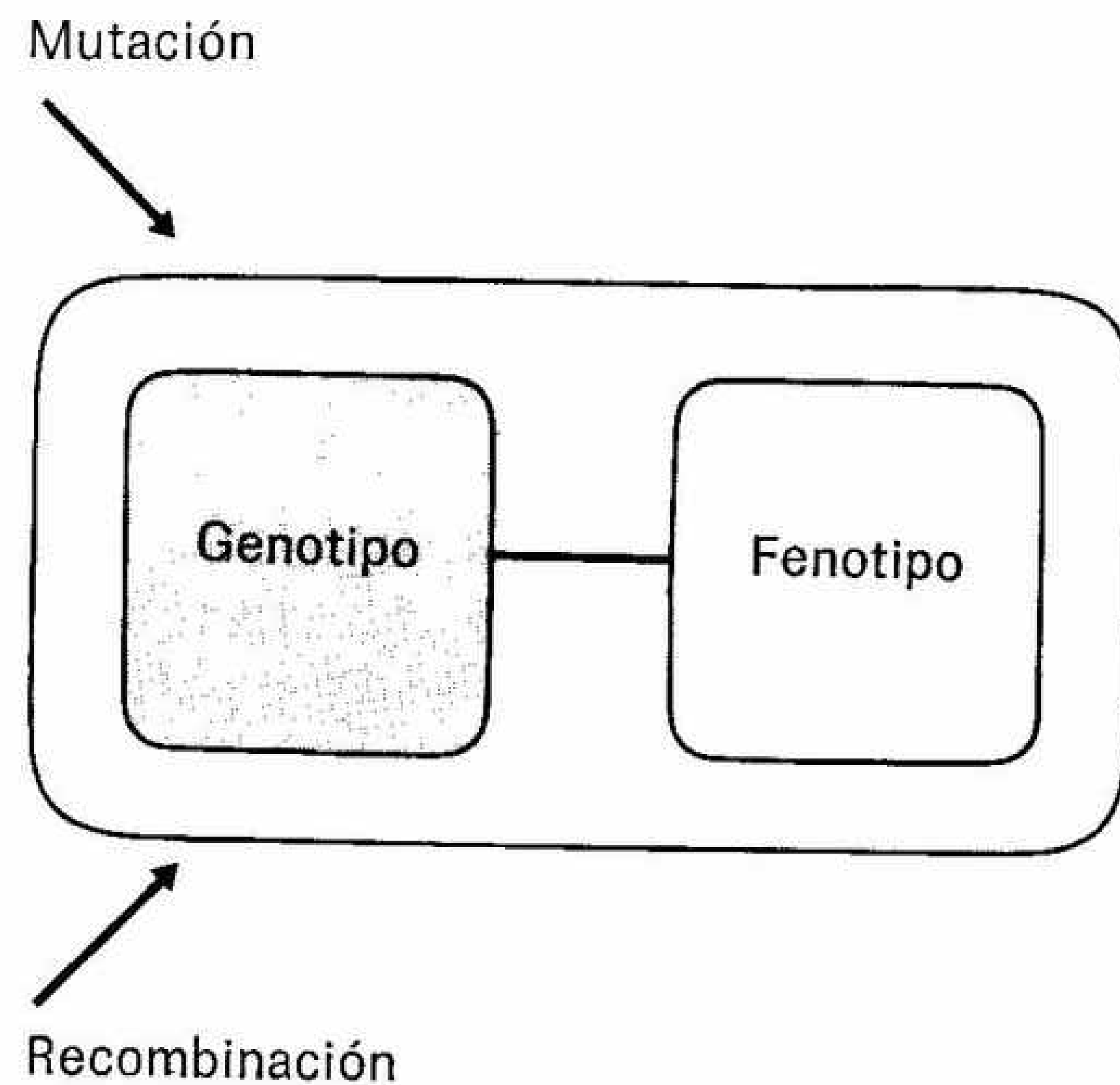


Fig. 4-6.

sin ningún plan concreto: en la reproducción de los seres vivos se dan innumerables cruces y, siguiendo determinadas leyes estadísticas, se producen todas las combinaciones genéticas posibles. Después la selección se encarga exclusivamente de filtrar los modelos propicios según las circunstancias del momento. Siendo tan numerosos los genes que participan, es prácticamente imposible que todas las posibles recombinaciones* lleguen a manifestarse, incluso a pesar de que la descendencia sea también muy numerosa; la mayoría de los "nuevos modelos" surgidos no pasan de ser un experimento único de la naturaleza. Exceptuando la "acuñación" doble que suponen los gemelos univitelinos, ¿podemos encontrar dos caras iguales? ¿A qué se debe, pues, que haya innumerables re-

* Sólo 1.000 *locus*, cada uno con cuatro alelos, darían lugar a 10^{1000} diferentes genotipos diploides, ¡un número de posibilidades mayor que el número de protones, neutrones y electrones que contiene el Universo conocido!

combinaciones posibles? Como veremos, Mendel ya conocía la respuesta.

Conocemos el "principio de segregación" y también la "ley de la pureza de los gametos": una y otra vez se produce la unión de los patrimonios genéticos de diferentes individuos, dando lugar a nuevas combinaciones. Los organismos diploides, con un "equipo" doble de cromosomas, producen en una de las divisiones de la célula reproductora gametos haploides —con un equipo sencillo de cromosomas— que, tras la fecundación, vuelven a formar cigotos diploides*.

En su búsqueda de nuevas especies más rentables, más resistentes al frío y a las plagas, con un crecimiento más rápido, etc., el cultivador intenta combinar todos los genes que determinan estas características. Una vez ha conseguido la especie deseada, la reproducirá únicamente por plantones, esquejes o bulbos; esto es lo que se hace, por ejemplo, con algunos pastos, con las matas de grosellas, y también con los *ficus*, las fresas y las patatas. Pero ¿no sería más rentable utilizar las semillas? ¡No! La obtención de semillas supone un proceso de polinización y fecundación, es decir, procesos sexuales que, con toda seguridad, harían que se perdiera la ventajosa combinación de genes conseguida en la especie "perfecta" para el cultivo. En cambio, la reproducción no sexual, vegetativa, garantiza la transmisión de la combinación genética sin ninguna alteración.

Así pues, la reproducción vegetativa conserva lo "conseguido", mientras que la reproducción sexual produce nuevas posibilidades a través de la recombinación de genes. Ambos procesos tienen su papel en la evolución, si bien la reproducción sexual, por crear nuevas formas, es ciertamente el proceso más efectivo. Pero hay que resaltar

* También existen organismos que presentan mecanismos diferentes, aunque en última instancia el fin que se persigue es el mismo.

que estos procesos no son mutuamente excluyentes; así, por ejemplo, la fresa utiliza las dos posibilidades: para conquistar por completo un terreno ya seguro, echará estolones, es decir, se reproducirá vegetativamente, conservando el genotipo que ha demostrado su eficacia; pero además "experimentará", produciendo, mediante sus flores y la polinización cruzada, una gran variedad de genotipos. Así, por medio de sus semillas, que van provistas de un atractivo "cebo" para el "transportista", la fresa se propagará y conquistará nuevos espacios vitales.

La importancia de la reproducción sexual reside en su capacidad de *producir una gran variedad de genotipos diferentes*, lo que permite una gran variación hereditaria a través de la constante recombinación de los genes.

La sexualidad significa, por tanto, una constante recombinación de la información genética de cualquier especie; un mecanismo capaz de "revolver" continuamente el "caldo genético" de una población. Basándonos en esta consideración, denominamos sexualidad a todos aquellos procesos que conducen a la creación de recombinaciones. Por regla general, estos procesos incluyen la fecundación precedida de una división meiótica. La sexualidad crea infinitas combinaciones genéticas nuevas, y ofrece a la especie la ventaja de poder conseguir una adaptación rápida y flexible a los constantes cambios del medio ambiente. No es de extrañar, entonces, que la sexualidad se dé en casi todas las plantas y animales de nuestro planeta; son pocas las especies que han dejado escapar esta oportunidad tan ventajosa. Incluso los seres unicelulares y las bacterias participan de la sexualidad. También hay que tener en cuenta que en los casos de reproducción con alternancia de generaciones —reproducción sexual y reproducción asexual—, que es lo que ocurre con los musgos y helechos (véase pág. 262), la formación de esporas (reproducción asexual) va precedida también de una meiosis que permite la producción de nuevas combinaciones genéticas.

EL INCESTO IMPIDE LAS RECOMBINACIONES. ¿ES ESTO UNA DESVENTAJA?

La sexualidad da lugar a una gran diversidad genética y favorece la adaptabilidad de los seres vivos. Pero ¿ocurre esto siempre?

Hasta ahora hemos partido en nuestras consideraciones de que en cualquier población se dan individuos de ambos sexos y que se produce una relación panmixta* en la que macho y hembra colaboran para la reproducción, generándose descendientes de ambos sexos sin que exista ninguna preferencia por determinado genotipo.

Sin embargo, existen especies que se reproducen por autofecundación**, sobre todo en el reino vegetal (autopolinización***); éste es el caso, por ejemplo, de los guisantes, las habas, los nogales, las avellanas y la cebada.

Desde el punto de vista de la genética, este tipo de fecundación es incestuosa. Con este término se entiende la relación sexual entre individuos de una misma familia. El incesto constituye por tanto una limitación más o menos seria a la *panmixia*. También se da la autofecundación en ciertos animales con especiales condiciones de vida. En el caso de los platelmintos —a los que pertenece, por ejemplo, la tenia o solitaria—, los segmentos más jóvenes producen las células espermáticas, y los más antiguos, los óvulos.

Aun en condiciones normales, cuando la población se compone de un número muy reducido de individuos, puede darse también el cruzamiento entre parientes, y lo

---

* Del griego *pan*, total, completo; y *mix*, mezcla.

** Del griego *autogamia*, reproducción por autofecundación.

*** En el caso de las plantas monoicas, como por ejemplo el nogal, la polinización tiene lugar entre las flores masculinas y femeninas del mismo árbol; en las especies andróginas la polinización se da casi siempre dentro de la misma flor.

mismo puede ocurrir cuando se da la superpoblación de un territorio por una especie*.

¿Qué influencia tiene el incesto sobre el patrimonio genético de una población autofecundante? Como base para nuestras consideraciones, analizaremos primero el caso de un individuo estrictamente —es decir, obligatoriamente— autofecundante. Después, puesto que el incesto se da también entre poblaciones que no se reproducen por autofecundación —por ejemplo, en una población de conejos, o en una plantación de maíz**—, nos detendremos a considerar si existen diferentes grados de incesto.

Para simplificar, consideraremos sólo los alelos *A/a*. Analizaremos un caso estricto de incesto, es decir, la reproducción de los genotipos *AA*, *Aa* y *aa* exclusivamente por autofecundación. Como podemos ver en la tabla de la página siguiente, en el seno de esta población se producen ciertos desplazamientos genéticos.

Puede apreciarse que:

- El incesto conduce a la homocigosis.
- A pesar del desplazamiento de la relación de genotipos de una heterocigosis a una homocigosis, la frecuencia de los genes se mantiene constante.

Por tanto, además de analizar la influencia del incesto en una población y ver que conduce a la homocigosis, podemos ampliar la cuestión y preguntarnos qué significado tiene un mayor o menor grado de homocigosis para el patrimonio genético de una población determinada y, por tanto, para su evolución.

Analizando brevemente el incesto entre humanos, podemos hacernos una idea más clara de la problemática.

* Más adelante comentaremos también otras causas.

** El maíz es una planta de polinización cruzada y anemógama.

Esquema sobre el incesto

Genotipo y número de sus portadores				Individuos	Número de Genes *A*	Número de Genes *a*
	AA	Aa	aa			
F_0	400	800	400	1600	2 · 400 + 800 = 1600	2 · 400 + 800 = 1600
F_1	400 + 200	400	200 + 400	1600	2 · 600 + 400 = 1600	2 · 600 + 400 = 1600
F_2	600 + 100	200	100 + 600	1600	2 · 700 + 200 = 1600	2 · 700 + 200 = 1600
F_3	700 + 50	100	50 + 700	1600	2 · 750 + 100 = 1600	2 · 750 + 100 = 1600
F_4	750 + 25	50	25 + 750	1600	2 · 775 + 50 = 1600	2 · 775 + 50 = 1600
F_n	800	0	800	1600	2 · 800 = 1600	2 · 800 = 1600

Los cruzamientos *AA* × *AA* y *aa* × *aa* producen un 100 % de genotipos *AA* y *aa* respectivamente. Del cruzamiento *Aa* × *Aa*, la mitad de los genotipos resultantes serán *Aa*; de la otra mitad, 1/4 serán *AA* y 1/4 serán *aa*. La cantidad total de individuos se mantiene constante en 1.600. Obsérvese que la relación entre las frecuencias de los alelos *A* y *a* no se altera.

Generalmente, suele darse un rechazo instintivo hacia los casamientos entre parientes; quizás por la experiencia de que de tales uniones suelen nacer con bastante frecuencia hijos que presentan malformaciones —por ejemplo, escrofulosis, deformaciones o idiotismo—, como antiguamente podía observarse entre los habitantes de valles o zonas aisladas.

Actualmente podemos interpretar este fenómeno de la siguiente manera: el incesto conduce a la homocigosis; los genes recesivos que habían permanecido "ocultos" pue-

den combinarse entre sí, de modo que los caracteres regidos por ellos se manifiestan externamente. Si se tratara de caracteres deseables —belleza o inteligencia, por ejemplo—, es probable que las uniones entre parientes fueran consideradas como algo bueno (como posiblemente ocurría en el antiguo Egipto). La realidad, sin embargo, es que existen alelos poco frecuentes —que aparecen tan sólo en determinadas estirpes— que en su forma homocigótica son responsables de las malformaciones citadas. Al darse un apareamiento entre miembros de una misma familia, aumenta enormemente la posibilidad de que estos alelos coincidan y hagan surgir súbitamente una de estas enfermedades de las profundidades del patrimonio genético*.

Ahora ya podemos ver claramente el significado general de la homocigosis a consecuencia del incesto: si se presentan en forma homocigótica genes que potencian caracteres favorables y útiles, el proceso habrá de ser considerado positivo; pero si, siguiendo las leyes de Mendel, entran en juego alelos que reducen las posibilidades de vida de los portadores, el incesto puede resultar nefasto para una población.

Así, por ejemplo, para una población de plantas —cuya expansión en el entorno se realiza sólo a través de las semillas o de estolones— que ha conseguido llegar a una combinación genética óptima para las condiciones de su hábitat, la conservación de la raza pura (homocigótica) es de vital importancia. Cualquier cruzamiento con especies "foráneas" —el viento y los insectos pueden transportar el polen de las flores a través de largas distancias— podría deshacer esta combinación genética óptima y producir genotipos menos apropiados. En este sentido, el incesto conduce, a través de la homocigosis, a una fijación permanente de la combinación genética ideal que el organismo ha llegado a alcanzar en su evolución.

* Cuando en una familia no se da ninguno de estos genes peligrosos no puede objetarse nada al casamiento entre parientes.

Pero esta situación sólo se da mientras el entorno se mantiene constante. Si se alteran las condiciones imperantes y, sobre todo, si se producen cambios bruscos, la población podría verse en serios apuros: ¿cómo va a obtener —y rápidamente a ser posible— una nueva combinación genética que le permita adaptarse a las nuevas circunstancias? La evolución de esta población tendrá que basarse únicamente en mutaciones "acertadas", lo que puede suponer una larga y peligrosa espera.

Vemos, por tanto, que la especialización genética en un genotipo óptimamente adaptado a las condiciones de un entorno —o biotopo— y su estabilización a través de la homocigosis pueden ser muy útiles si el medio ambiente se mantiene constante. Un cambio en las condiciones de vida, sobre todo si se produce de modo brusco o repentino, representará entonces un grave peligro para esta especie.

Los pulgones de las plantas nos muestran otra ventaja de las "relaciones incestuosas". En primavera, las hembras que salen de los huevos depositados en invierno se reproducen primero por partenogénesis. Puesto que de estos huevos no salen machos, los pulgones hembra aumentan su tasa de reproducción al doble; no "derrochan" la mitad de sus huevos en la producción de machos. En primavera es precisamente cuando lo que interesa es que el mayor número de individuos aproveche las hojas tiernas. La explosiva reproducción de las primeras hembras proporciona a la población cierta ventaja sobre sus competidores y permite que la especie pueda sobrevivir a posibles accidentes, como un marchitamiento precoz de la planta a causa de la sequía o del frío. Más tarde, cuando se ha "llenado" el biotopo y todos los nichos están ya ocupados, aparecen los machos, con lo que la población puede crear nuevas combinaciones genéticas y aumentar así sus posibilidades de adaptación. Podemos reconocer aquí la ten-

dencia de los seres vivos a oscilar entre los dos extremos —incesto y heterogamia—, intentando sacar de ambos lo más conveniente en cada caso.

Pero hay una cuestión todavía sin resolver: ¿de qué manera puede establecerse el grado de incesto de una población?

Sabemos que cuanto más frecuente sea el incesto, menor será la proporción de individuos heterocigóticos en una población. Considerando sólo un par de alelos, *A/a*, podemos determinar cuál es el mayor grado posible de heterocigosis *(Aa)* que puede darse en una población panmixta. Puede demostrarse que la proporción de individuos heterocigóticos no puede superar el 50 % (véanse páginas 198 y ss.)*; es decir, la mitad de la población. Por tanto, el hecho de que en una población se dé menos del 50 % de individuos heterocigóticos es siempre un indicio de la existencia de incesto y de que está favorecido el cruzamiento entre individuos de genotipo parecido o incluso igual. A la vez, el valor de la desviación de este 50 % es una medida del grado de incesto de la población. En las poblaciones de organismos heterógamos suele darse esta proporción del 50 % de individuos heterocigóticos y homocigóticos, lo que supone una gran diversidad genética que se recombina a cada nueva generación. La heterocigosis supone, además, una gran reserva de alelos recesivos, que, por homocigosis, van emergiendo poco a poco y son "presentados" a la selección natural. Así pues, las poblaciones heterógamas tienen un máximo de posibilidades de adaptación ecológica y una gran capacidad de desarrollo evolutivo, aunque han de pagar por ello cierto precio: un gran despilfarro de genotipos inservibles en cada generación.

* La frecuencia de los heterocigóticos es $2pq$. Este valor es máximo cuando $p = q = 0,5 \triangleq 50$ % (siempre que se cumpla la relación $p + q = 1$, para cualquier otro valor que tomen p y q, $2pq$ será siempre $< 0,5$).

Comparación entre organismos autógamos y heterógamos

AUTÓGAMOS
Autopolinización, partenogénesis* y otros.
Incesto → homocigosis.

Ventajas:
Fijación del genotipo adecuado y máximas posibilidades en un determinado entorno.

Desventajas:
Incapacidad de responder a las alteraciones del medio ambiente presentando inmediatamente nuevas combinaciones genéticas.

En general:
Sistema idóneo para organismos limitados a un hábitat determinado y fijo.
Estabilidad genética, pero vulnerabilidad evolutiva.
Es el sistema predominante en las plantas que se crían en determinados entornos, así como entre organismos pequeños, de crecimiento rápido y con descendencia masiva, como, por ejemplo, las bacterias, los organismos unicelulares, parásitos, pulgones, pulgas de agua o dafnias, etc. En tales casos este sistema es utilizado a menudo transitoriamente, para aprovechar ciertas circunstancias propicias del ciclo vital.

HETERÓGAMOS
Polinización cruzada, heterogamia
Panmixia → homocigosis y heterocigosis.

Ventajas:
Provoca una gran variedad genética, fomentando al máximo la disponibilidad ecológica y la flexibilidad evolutiva.

Desventajas:
Crea un gran número de recombinaciones inservibles.

En general:
Sistema que permite las máximas posibilidades evolutivas, pero para lograrlo "despilfarra" gran cantidad de genotipos inservibles en un momento determinado.
Sistema que predomina entre los organismos complejos, de gran tamaño y lento desarrollo, con escaso número de descendientes y con hábitats poco específicos. Pertenecen a este grupo los animales y la mayoría de las plantas más evolucionadas.

* Del griego *parthenos*, virgen, y *genesis*, generación.

Gracias a su variabilidad latente y a su reserva de alelos, los organismos heterógamos se encuentran siempre "dispuestos" para efectuar las correcciones necesarias, a fin de adaptarse rápidamente a cualquier cambio en su medio ambiente. Este tipo de reproducción permite, además, que una combinación genética acertada pueda —al ser transportada con la semilla, por ejemplo— colonizar nuevos hábitats.

Puede parecer que en el caso de las plantas que se desarrollan siempre en el mismo entorno, la autogamia —el método autosuficiente— tendría que ser el más apropiado. Sin embargo, quizá debido a las ventajas evolutivas de la heterogamia, podemos observar en estas plantas toda una gama de dispositivos cuya finalidad es impedir la autofecundación. En los frutos de hueso o de pepitas, el polen no germina en el estigma de la misma flor; en las flores de campanilla y en la salvia, los estambres y los carpelos no alcanzan su madurez simultáneamente, y en otras plantas se dan determinadas características en la estructura y la forma de los pétalos, que fomentan la polinización cruzada. En su tiempo, Darwin estudió la heteroestilia* en las prímulas.

Por otra parte, en la heterogamia es necesario que colaboren dos individuos diferentes, lo que resulta mucho más fácil entre los animales, por lo que no es sorprendente que este tipo de reproducción predomine en el reino animal.

¿SE DIRIGE LA EVOLUCIÓN HACIA UNA META DETERMINADA?

Todas las mutaciones, y también todas las combinaciones a que éstas dan lugar, se producen sin una orientación definida; la evolución no está encaminada hacia una meta determinada. Sin embargo, los organismos van amoldándose a las cambiantes circunstancias de su entorno a través de las combinaciones que favorecen su adaptación. Pese a que este proceso da lugar a frecuentes cambios de dirección, al observarlo retrospectivamente puede verse que en ello consiste precisamente el desarrollo de la evolución, y así nos lo confirman los numerosos descubrimientos realizados. Pero ¿no es esto una contradicción? ¿Es la evolución un intento de adquirir y mejorar la funcionalidad y las estructuras de los organismos con vistas a su adaptación, apoyado —sorprendentemente— en procesos tan aleatorios como las mutaciones y las nuevas combinaciones genéticas?

Darwin fue el primero en dar cierto sentido a esta aparente contradicción. La selección organiza y ordena la materia prima suministrada por las mutaciones y recombinaciones, y para ello se orienta según la "dirección" que marcan los cambios del medio ambiente. La "lucha por la existencia" es el instrumento que emplea la selección. Pero esta lucha no se desarrolla de modo cruento y brutal; se trata más bien de un proceso estadístico en el que los genotipos más aptos generan un mayor número de descendientes. Al mismo tiempo, la selección se encarga de "probar" los "nuevos modelos" que le son presentados por las mutaciones y recombinaciones, y, rigiéndose por las condiciones existentes, los fomenta o los descarta. Naturalmente, en este método de selección sólo podrán ser puestos a prueba aquellos genes que se proyectan en el fenotipo.

La selección pone constantemente a prueba las siguientes características:

- Las posibilidades de supervivencia de los miembros de una misma especie que compiten entre sí por los alimentos y el cobijo —y en el caso de las plantas, también por la luz— dentro de un mismo hábitat.

* Del griego *heteros*, diferente, distinto; y *stylos*, pistilos. Véase la figura 4-8.

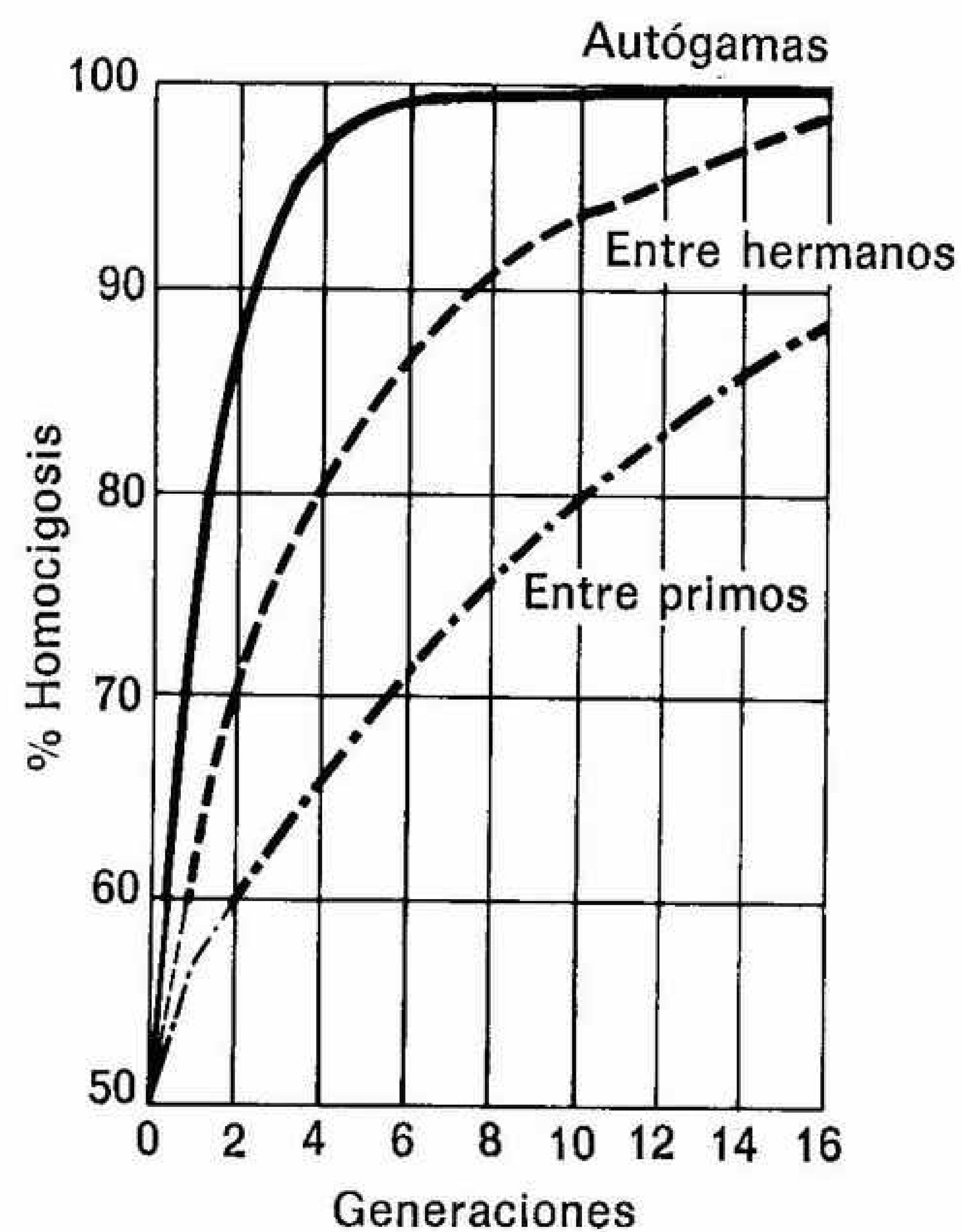


Fig. 4-7. Tiempo (en términos de generaciones) que necesitan poblaciones con diferente grado de incesto para alcanzar la homocigosis.

- La capacidad de supervivencia frente a enemigos naturales, parásitos y enfermedades.
- Las posibilidades de supervivencia ante cambios climatológicos bruscos.
- Las posibilidades de éxito en la tarea de encontrar pareja (una o más) y las garantías que existen de que las células espermáticas o espermatozoides lleguen a encontrarse con los óvulos (en caso de fecundación externa), o de que los huevos sean incubados con éxito.

En todo este proceso de selección, la duración de cada generación desempeña un importante papel; cuanto más breve sea, más veces tendrá ocasión de efectuarse el

proceso de selección y más rápida será la evolución dentro de un determinado período de tiempo*.

Durante la evolución, nunca se produce de modo repentino algo completamente nuevo. En última instancia, se trata siempre de reestructuraciones destinadas a lograr una mejor adaptación a las nuevas condiciones. Pero existe una dificultad fundamental. Para explicarlo de una manera gráfica podríamos decir que una especie —o un organismo— no puede "echar el cierre" durante el tiempo que dura la reorganización; no le es posible poner un cartelito que diga "cerrado por reformas". Entonces, ¿cómo puede efectuarse este proceso? A menudo la reestructura-

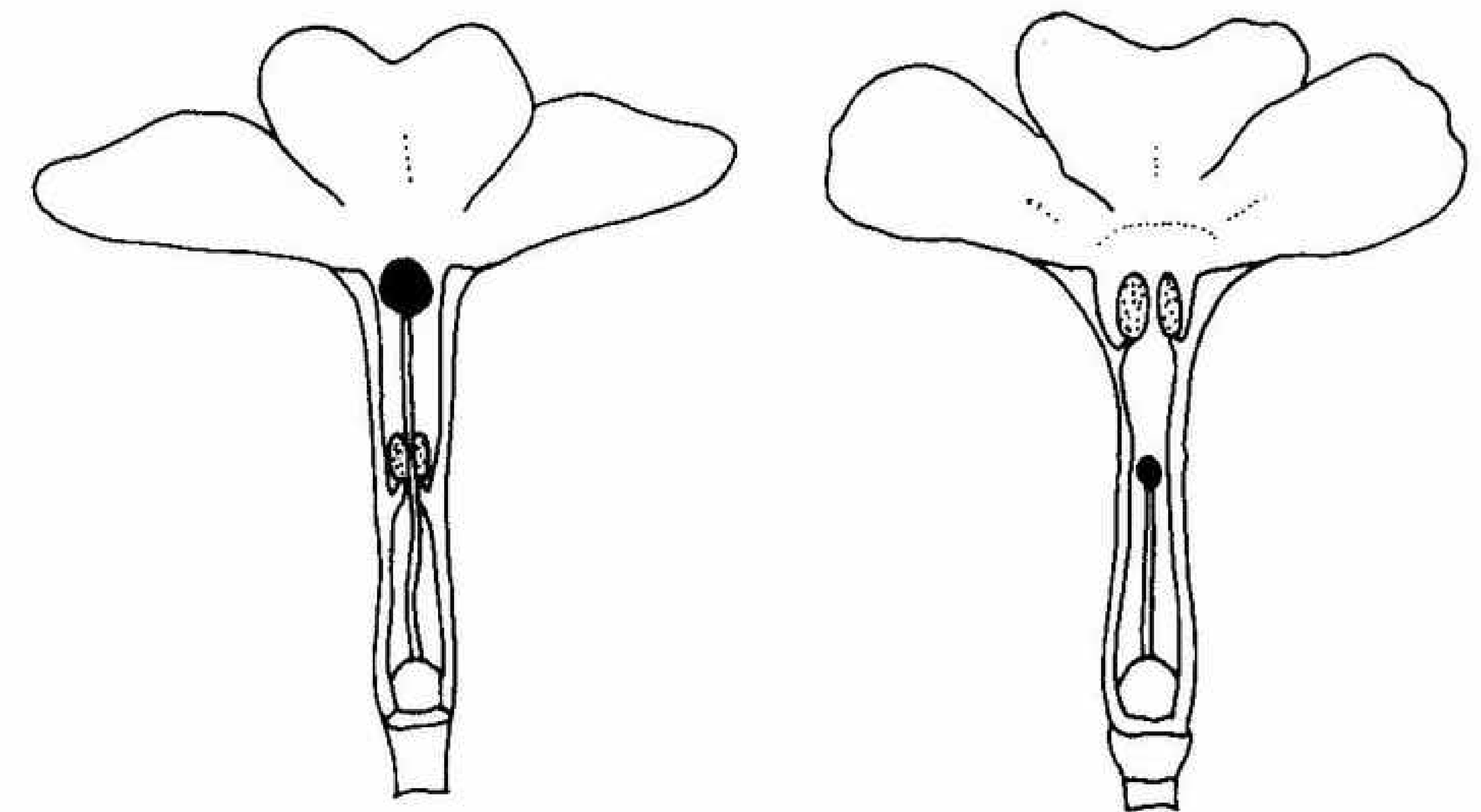


Fig. 4-8. Heteroestilia de la prímula. Se dan dos clases de flores: una con el pistilo largo y con estambres situados en el fondo, y otra con el pistilo corto y los estambres en la superficie. La fecundación tiene lugar entre órganos situados a la misma altura, gracias a que los insectos polinizadores se adentran en la flor hasta determinada profundidad, según el tamaño de su cuerpo.

* Duración de una generación:
Bacterias: 20-30 minutos. Organismos unicelulares: de uno a varios días. Insectos: generalmente 1 año. Truchas: 4-5 años. Salmones: 5-6 años. Batracios: la mayoría, 1 año. Lagartijas: 2 años. Cocodrilos: 8-12 años. Águila barbada: 4 años. Mamíferos: de unos meses a unos años. Caballos: 4-5 años. Elefantes: 10-12 años. Humanos: 15-20 años.

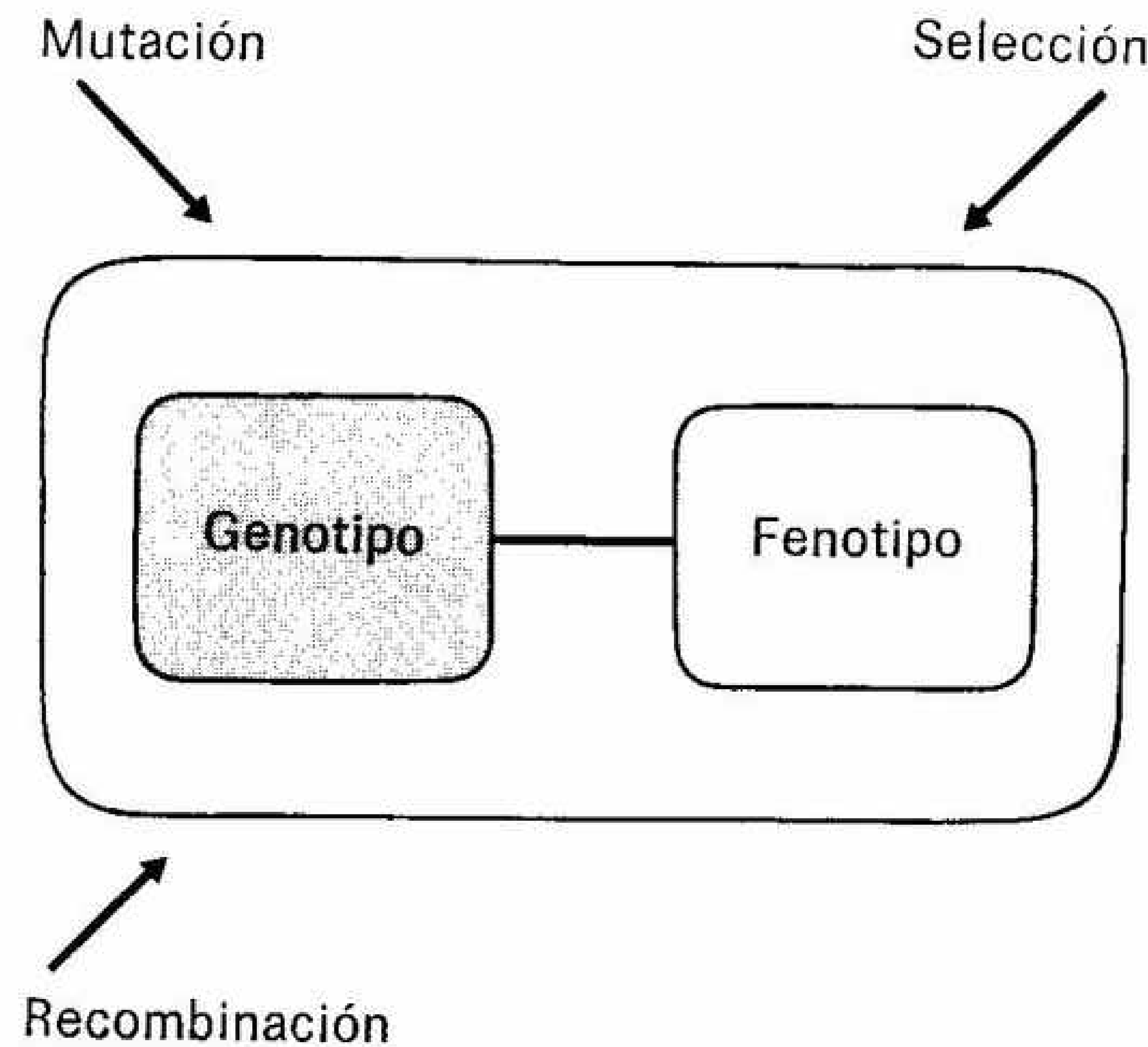


Fig. 4-9.

ción se lleva a cabo gradualmente debido a que un órgano no tiene una función única, sino varias. Pensemos, por ejemplo, en el pico de la cigüeña: le sirve para obtener su alimentación, para construirse el nido, para arreglarse las plumas y para defenderse; el crotoreo y el color rojo son utilizados como señales. El órgano "materializa" la solución de compromiso a que se ha llegado para poder realizar todos estos cometidos. Es posible que con el transcurso del tiempo surjan otras mutaciones capaces de mejorar la adaptación del pico al desempeño de una de sus funciones, de manera que la evolución se orientaría durante cierto tiempo en esa dirección. Sin embargo, el órgano tiene que seguir realizando mientras tanto todas las demás funciones, y puede ser que aparezca otra mutación que active la evolución de alguna de ellas. De esta manera se va estableciendo por sí sola una "estrategia de ir poco a poco", que evita el riesgo que supone el "jugárselo todo a una sola carta".

SELECCIÓN ESTABILIZADORA Y SELECCIÓN CREADORA

Konrad Lorenz ha afirmado que las mutaciones y la selección son "los grandes artífices de la transformación de la especie". Su influencia sobre la evolución se debe sobre todo a su gran armonía. Más arriba hemos estudiado ampliamente las mutaciones y hemos comentado también el fenómeno de la selección. Ahora, a partir de la figura 4-10, vamos a considerar con más detalle los efectos de la evolución en dos ejemplos concretos: los denominados "fósiles vivientes" y los animales de las cavernas.

Si observamos cualquier población, vemos que la mayoría de sus miembros están adaptados casi perfectamente a las condiciones existentes en su biotopo. El grado "ideal" de adaptación es el que presentan la mayoría de los individuos y, por tanto, constituye la media. Son relativamente pocos los individuos que se desvían de esta media "ideal" por poseer caracteres y cualidades más o menos alterados: *cuanto mayor sea la desviación, menor será el número de individuos que la presenten*. Esta relación puede representarse mediante una curva de frecuencias de Gauss.

¿Qué influencia ejercen las mutaciones y la selección sobre esta distribución de frecuencias? Hemos podido constatar que las mutaciones y recombinaciones suministran la materia prima para la evolución, y que la selección pone a prueba las diferentes innovaciones y las fomenta o las descarta. Las mutaciones se producen sin una orientación concreta; *generan constantemente nuevos caracteres, es decir, caracteres que se desvían de la media establecida*. El fenómeno de las mutaciones se refleja en la curva de frecuencias como un ensanchamiento y aplanamiento de ésta. Esta tendencia se denomina *presión de mutación*. Su influencia consistiría en ir reduciendo la frecuencia relativa de los individuos más aptos de esta población.

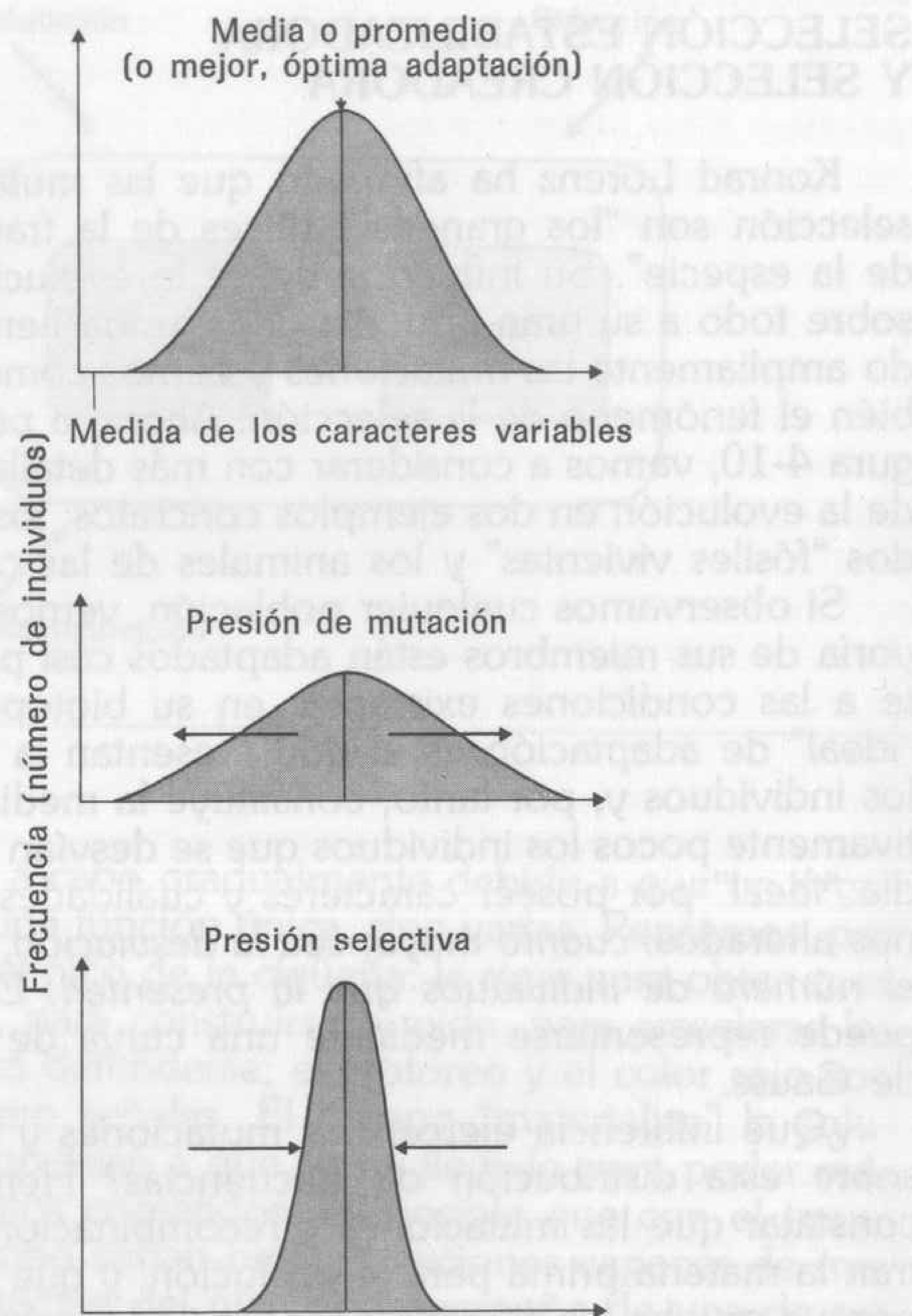


Fig. 4-10. Curva de Gaus de una distribución normal de frecuencias, y efectos de la presión de mutación y de la presión selectiva.

Pero la selección se encarga especialmente de controlar estas desviaciones. Puesto que el promedio de la población coincide con el grado ideal de adaptación, los individuos que se apartan de esta media son generalmente eliminados. Cuanto mayor sea su desviación más probable es que sean víctimas de la selección. Por tanto, la selección también ejerce una presión que tiende a estrechar la curva de frecuencias por ambos extremos y a elevar la frecuencia de individuos mejor adaptados. A esta influencia la denominamos *presión selectiva*. La selección, por tanto, tiende a mantener a la población en el nivel óptimo alcanzado, asegurando los logros obtenidos a través del proceso evolutivo mediante una continua eliminación de los individuos divergentes. A causa de ello, este aspecto fundamental de la selección recibe el nombre de *selección estabilizadora*. Generalmente se llega a establecer un equilibrio entre la presión de mutación y la selección estabilizadora.

Las mutaciones crean nuevas formas que permiten a las especies adaptarse a los continuos cambios del medio ambiente. Pero, entonces, ¿cómo se desarrolla la evolución de una especie que habita en un entorno que no experimenta apenas ningún cambio a lo largo de grandes períodos de tiempo? Un entorno así puede darse en las profundidades marinas, en islas suficientemente apartadas, o en algunas antiguas zonas selváticas. En condiciones ambientales constantes, el promedio, como ideal de adaptación, seguirá siendo siempre el nivel óptimo para una población. Las mutaciones en este caso serán sólo factores discordantes, y sus portadores serán rápidamente identificados y eliminados por la selección natural. De este modo, la selección estabilizadora protege la combinación de caracteres que corresponde al prototipo ideal de la especie y evita que dicha combinación pueda dispersarse a causa de las mutaciones. Por tanto, podemos afirmar, con todo rigor científico, que *mientras no se produzcan cambios en el medio ambiente, la selección estabilizadora conserva perfectamente las características de la especie a lo largo del tiempo*. En su época, Darwin tuvo ocasión de observar y comprender esta relación, y nos habló de los "fósiles vivientes".

El famoso árbol llamado ginkgo*, la araucaria y las secuoyas gigantes nos proporcionan ejemplos dentro del reino vegetal; en el reino animal tenemos el caso de la *Neopilina*, caracol primitivo descubierto por primera vez en 1951 a 3.500 metros de profundidad; el del celacanto o latimeria, capturado en 1938 junto a las islas Comores, así como el hermoso nautilo, o los cangrejos cacerola de las Molucas.

El insólito lagarto llamado tuátera sólo puede encontrarse actualmente en algunas pequeñas islas de Nueva Zelanda; se trata de un animal que apenas ha experimentado cambios desde hace 170 millones de años. En general, toda la región australiana puede considerarse como el "paraíso de los fósiles vivientes", debido a haber quedado aislada del resto del mundo en el Paleozoico, hace aproximadamente 65 millones de años.

Ya hemos mencionado anteriormente a los animales de las cavernas. La ceguera, o el atrofiamiento de la vista, y una piel fina y pálida son características distintivas de estos animales. ¿Cómo han llegado a producirse estos caracteres? Cuando hace miles de años estos animales desplazaron su hábitat a las cavernas, se encontraron con unas condiciones ambientales constantes. Su capacidad visual dejó de tener sentido; el color que su piel había adoptado como camuflaje ya no servía para protegerlos en la oscuridad, y tampoco existía el peligro de deshidratación en esos húmedos pasadizos. La selección dejó de ejercer su presión en relación con estos caracteres, y la presión de mutación ganó la partida; sobre todo debido a que precisamente el proceso de formación de los ojos y la producción de la pigmentación de la piel están regidos por la cooperación armónica de un gran número de genes: la mutación de un solo gen de esta compleja red puede tener como consecuencia la palidez de la piel o la ceguera del ojo. Mientras estos animales vivieron al aire libre, la selección estabilizadora ejercía su presión para mantener una serie de combinaciones genéticas altamente desarrolladas. Sin esta presión, dichas combinaciones tendieron a desintegrarse y se llegaron a establecer mutaciones que de otro modo no hubieran sido viables.

* Goethe escribió un poema sobre este árbol.

Por otra parte, los animales de las cavernas han desarrollado nuevas y eficaces estructuras: largos tentáculos, pelos sensibles y, en el caso de los peces, líneas laterales sensoriales. La selección estabilizadora por sí sola no puede haber conducido al desarrollo de tales órganos. Su especialización denota más bien la existencia de una selección progresiva y positiva, del tipo que hemos considerado a lo largo de esta obra. La realidad es que la selección no se limita simplemente a estabilizar determinados genotipos: la selección también es capaz de producir especies completamente nuevas.

La selección estabilizadora se opone a cualquier desviación de la media* ejerciendo desde el exterior una presión multilateral y simultánea sobre la población, lo que impide que puedan filtrarse las desviaciones, y mantiene la media constante. No existe aquí un proceso evolutivo propiamente dicho (véase fig. 4-11).

En cambio, al producirse la alteración del medio ambiente, la selección favorece a los miembros de la población que presentan las innovaciones adecuadas a estos cambios. La selección ejerce aquí una presión direccional más o menos fuerte y va desplazando la media de generación en generación hacia una mayor adaptación a las nuevas circunstancias. Las mutaciones y recombinaciones favorables son recogidas y reproducidas en el patrimonio genético, a la vez que van siendo aislados y eliminados ciertos alelos que hasta entonces habían resultado útiles.

* Denominada comúnmente "término medio".

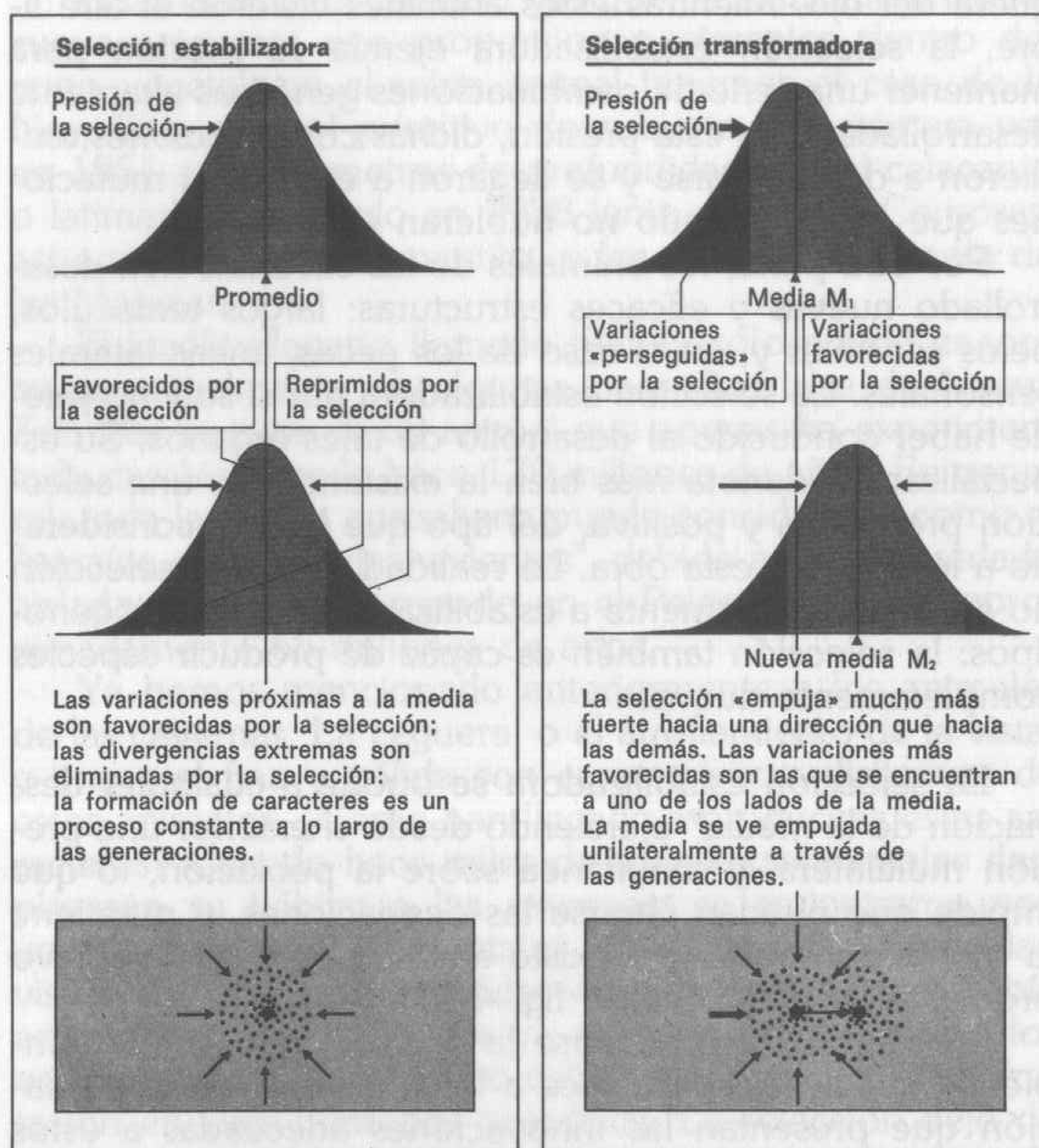


Fig. 4-11. Selección transformadora y selección estabilizadora.

El patrimonio genético cambia y, por tanto, se produce un proceso evolutivo.

Por esto decimos que se trata de una selección transformadora: es una selección direccional y progresivamente modificadora. Y, puesto que de esta manera se originan nuevas combinaciones de genes, e incluso nuevas especies, puede decirse que la selección actúa aquí de forma "creadora", en el sentido más propio de la palabra. Sin embargo, para que se dé este proceso es imprescindible que se produzcan cambios en el medio ambiente*.

En el próximo apartado consideraremos las características y la organización del entorno. El lector podrá darse cuenta de que este tipo de análisis siempre implica consideraciones sobre el proceso evolutivo.

TRAS LAS HUELLAS DE LA EVOLUCIÓN

Todo zorro necesita un territorio y una guarida para vivir y descansar, ratones y conejos para alimentarse, un sitio donde beber, una pareja sexual de vez en cuando, y protegerse del frío, del calor y de sus enemigos. A su vez, este animal ofrece posibilidades de existencia a las pulgas y piojos que lo parasitan, así como a los coprófagos**.

Todos los seres vivos del planeta están sometidos a la influencia de *factores abióticos* —la luz, la temperatura, el agua, la humedad, la composición del suelo, etc.— y a los efectos de *factores bióticos* del mundo vivo en el que habitan y al que pertenecen. El conjunto de las diferentes relaciones de los organismos entre sí y con su entorno es el objeto de estudio de la ecología.

La red formada por toda esta multiplicidad de relaciones —por muy complejas que parezcan sus interconexiones— no deja de tener ciertos límites. Dentro de un determinado espacio vital, todas estas interdependencias se organizan y equilibran, formándose una comunidad natural que denominamos "ecosistema". Una charca, un arroyo, un prado, una zona pantanosa, un páramo o un bosque de pinos son ejemplos de ecosistemas.

* En relación con otro tipo más de selección, véase pág. 234.
** *Coprófagos:* animales que se alimentan del estiércol o de los excrementos de otros.

Charles Lyell había comprendido que todos los procesos geológicos que tuvieron lugar hace millones de años continúan desarrollándose actualmente. También la evolución sigue avanzando hoy como entonces. No hay razón que impida creer que este "principio de actualidad" puede aplicarse también a los procesos ecológicos: las relaciones que existen hoy día entre los organismos de los ecosistemas son básicamente las mismas que las que se desarrollaron en el pasado*.

A partir del concepto de ecosistema surge una nueva rama de la ciencia: la ecología de la evolución. Su objeto es el estudio de los fundamentos ecológicos que han contribuido a la aparición y desaparición de nuevas y antiguas especies a lo largo de la historia de la vida sobre nuestro planeta.

Un árbol, por ejemplo, puede desempeñar dentro de un ecosistema numerosas funciones. Sus raíces alojan y nutren a varias clases de micorrizas**; sus ramas proporcionan sombra a los seres vivos que no toleran la luz, y sirven de soporte a líquenes y musgos, que a su vez proporcionan cobijo a otros organismos. Bajo su corteza, entre las grietas, se desarrolla la vida de legiones de insectos. De sus frutos se alimentan pájaros y pequeños mamíferos. Las hojas constituyen el alimento de las larvas minadoras de ciertas mariposas y moscas***, y, una vez caídas, son descompuestas por la acción de los gusanos, las setas y las bacterias.

El árbol apoya con su propia existencia a muchas otras formas de vida y todas ellas "conviven en paz", al elegir diversos sectores para desarrollar sus actividades, ya sean las raíces, el tronco, la corteza, las hojas o los frutos.

Entre el grupo de pájaros "inquilinos" del árbol, esta tendencia se hace aún más patente. Algunas especies se han especializado en árboles de hoja acicular y otras en árboles planifolios (véase la lámina 4-4). Los piquituertos se alimentan de semillas y su especialidad son los piñones: la forma de su pico les permite extraer con gran habilidad las semillas de los piñones a medio madurar, incluso antes de que se abran. El reyezuelo, por ser tan ligero, puede permitirse cazar insectos apoyado en las puntas de las ramas más distantes del tronco, que no soportarían el peso de otras aves. El papamoscas utiliza el árbol como lugar de descanso, y desde él acecha a sus presas, a las que caza en pleno vuelo. El pájaro carpintero golpea la corteza del árbol con su pico para sacar de ella a las larvas; el pájaro trepador es capaz de extraerlas de entre las grietas. Tanto el pájaro carpintero como el grajo, el azulejo, las palomas silvestres y el estornino, compiten para conseguir un lugar en las oquedades del árbol en donde empollar sus huevos. Pero mientras que el pájaro carpintero es capaz de construirse su propio agujero, los demás habrán de conformarse con los que encuentren, y el llamado pico negro hace las veces de "acomodador". De todos modos, la competición entre estos pájaros no va mucho más allá, puesto que todos tienen diferentes costumbres alimentarias. El pájaro carpintero devora larvas de escarabajos, hormigas, semillas y nueces. El azulejo, además de insectos, caza ratoncillos, lagartijas y ranas, y no se muestra muy exigente a la hora de escoger un cobijo. Los grajos comen todo lo que encuentran; los estorninos prefieren los gusanos, los caracoles y las bayas, y las palomas torcaces picotean las semillas, los brotes y los capullos, las hojas tiernas y, de vez en cuando, pequeños caracoles e insectos. El árbol da cobijo a un sinnúmero de especies con diversas preferencias, que nunca se inmiscu-

* Un ecosistema está compuesto por determinadas poblaciones de animales y plantas, y por su entorno abiótico (luz, suelo, temperatura y agua, entre otros muchos factores), formando una unidad natural basada en cierto equilibrio biológico. Esta unidad se autorregula y posee, a través de los ciclos de la materia, cierta autonomía. Los seres vivos que habitan en un ecosistema constituyen una *biocenosis*; la multiplicidad de relaciones mutuas entre plantas y animales de un mismo ecosistema es lo que se denomina "conexión biocenótica".

** Hongos que viven en estrecha relación con las raíces de plantas terrestres superiores. *Mykorrhiza*: "hongo de la raíz"; del griego *mykos*, hongo, y *rhiza*, raíz.

*** Estas larvas excavan pasadizos en los tejidos de las hojas sin llegar a dañar su superficie.

yen en terreno ajeno ni se molestan. Como si se amoldaran a un plan determinado, no interfieren unos con otros; es evidente que el equilibrio de estos ecosistemas se basa en la existencia de una sólida organización.

Los sistemas ecológicos ofrecen a los seres vivos toda una gama de oportunidades para satisfacer sus necesidades: alimentarse, cobijarse, echar raíces, invernar... Sin embargo, una especie —animal o vegetal— nunca agota todas las posibilidades; lo que ha ocurrido es que a lo largo de la evolución cada especie se ha amoldado a determinadas condiciones de su medio ambiente. La especialización resultante está dirigida con tal exactitud a las particularidades del entorno, que puede decirse que cada una de las especies —teniendo en cuenta su constitución y su modo de vida— "encaja" perfectamente en un papel determinado dentro del ecosistema.

Una especie en conjunto con todos los factores ambientales y recursos necesarios para su existencia constituye lo que se denomina un nicho ecológico. Pero no hay que interpretar el término *nicho* en el sentido de madriguera o espacio físico; el concepto de *nicho ecológico* se refiere más bien al conjunto de interrelaciones originado por las exigencias de una especie y los factores del medio ambiente que le rodea.

Los ecosistemas pueden dividirse en innumerables nichos. Así como una empresa está organizada en diferentes departamentos y puestos de trabajo, el ecosistema también ofrece diferentes "vacantes" que pueden ser ocupadas por diversas especies, dependiendo de sus exigencias y características.

De este modo descubrimos la existencia de un orden profundo, difícil de apreciar a primera vista, en los ecosistemas que aparentemente resultan tan diversos y complejos. La importancia de este orden es evidente: significa que se ha producido una especialización de los seres vivos en diferentes modos de vida y alimentación, de forma que

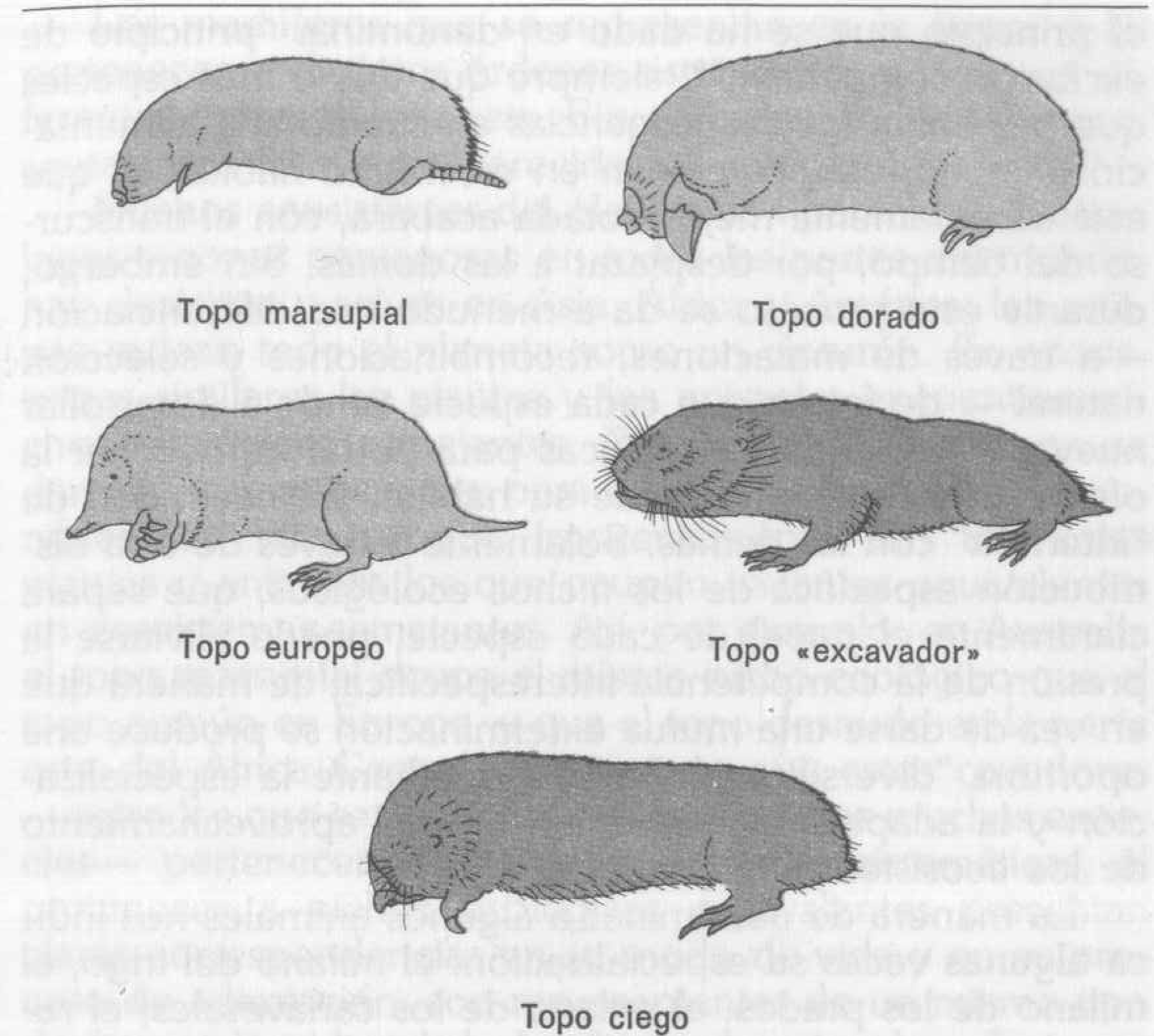


Fig. 4-12. Animales cavadores. Topo marsupial australiano; topo dorado, insectívoro africano; topo europeo, también insectívoro; excavador de la tierra, roedor del sudeste de África; topo ciego, roedor del sureste de Europa y Asia.

los recursos materiales y energéticos del biotopo puedan ser aprovechados al máximo. Este sistema de organización de la naturaleza viva ha sido fomentado, con toda seguridad, por la evolución. La competencia ha representado en él la fuerza motriz, ya que la capacidad de un ecosistema es limitada.

La competencia puede darse entre miembros de especies diferentes *(competencia interespecífica)* o entre los individuos de una misma especie *(competencia intraespecífica)*. Consideremos el primer tipo de competencia. Según

el principio que se ha dado en denominar "principio de exclusión competitiva"*, siempre que dos o más especies que presentan iguales exigencias en cuanto a la alimentación, cobijo, etc., coinciden en un mismo hábitat, la que esté mínimamente mejor dotada acabará, con el transcurso del tiempo, por desplazar a las demás. Sin embargo, durante este proceso se da a menudo una diferenciación —a través de mutaciones, recombinaciones y selección natural—, de forma que cada especie tiende a desarrollar nuevas necesidades específicas para poder aprovechar la oferta todavía disponible de su hábitat, sin necesidad de "interferir" con las demás. Solamente a través de esta distribución específica de los nichos ecológicos, que separa claramente el papel de cada especie, puede aliviarse la presión de la competencia interespecífica, de manera que en vez de darse una mutua exterminación se produce una oportuna "diversificación" que —mediante la especialización y la adaptación— permite un total aprovechamiento de los ecosistemas disponibles.

La manera de denominar a algunos animales nos indica algunas veces su especialización: el milano del trigo, el milano de los prados, el milano de los cañaverales; el ratón de campo, el ratón de bosque; la liebre de los Alpes, la liebre de los campos... En Tenerife se dan dos clases de pinzones con necesidades similares: el pinzón común y el pinzón canario**. Estas dos variedades han evitado la competencia que hubiera provocado su convivencia eligiendo diferentes hábitats: el primero vive en los bosques de coníferas y el segundo en los bosques de árboles de hoja. En cambio, en el continente europeo no se da el pinzón canario; el pinzón común ocupa ambos nichos, anidando tanto en los bosques de coníferas como en los bosques caducifolios (de hoja).

* Denominado también "ley de Gause-Volterrasch".
** Pinzón del Teide.

Los mamíferos que se representan en la figura 4-12 pertenecen a distintos órdenes sistemáticos y viven en diferentes partes del planeta. Sin embargo, todos ellos presentan una fisonomía parecida. ¿A qué se debe esto?

Muchos ecosistemas del planeta son parecidos. Existen lagos y zonas pantanosas en todas las partes del mundo; hay desiertos y selvas en Asia, África y América; las estepas rodean todo el planeta como un cinturón. En ecosistemas similares las plantas y los animales encuentran nichos ecológicos semejantes. Pero en todas partes no se dan las mismas especies para ocupar las "vacantes" disponibles, de manera que frecuentemente son diferentes plantas y animales los que ocupan vacantes equivalentes en ecosistemas semejantes. Así, por ejemplo, en Australia el topo marsupial ocupa el mismo nicho ecológico que el topo común en Europa, y que el topo desnudo en la parte este del África Central. A pesar de que estos cavadores —entre los que se encuentran también otras muchas especies— pertenecen a diferentes unidades sistemáticas, al pertenecer a nichos ecológicos equivalentes presentan claras correspondencias en su modo de vida y en su proceso de adaptación; son representantes de un mismo tipo de forma de vida: el de los "animales cavadores".

Las larvas que viven en las hojas de las plantas son delgadas, planas y con las mandíbulas orientadas hacia delante y no hacia abajo, y pertenecen —sea cual sea el lugar en donde vivan— al tipo de forma de vida denominado "minadores de hojas".

Los colibrís americanos son los "representantes" en el Nuevo Mundo de los pájaros del néctar africanos, a los que equivalen los melifágidos australianos, así como algunos pájaros drepanídidos de Hawai*. Todos ellos pertene-

* Colibrís = troquílidos *(Trochilus colubris)*.
Pájaro del néctar = nectarínidos.
Comedores de miel = melifágidos.
Pájaros de vestimenta = drepanídidos.

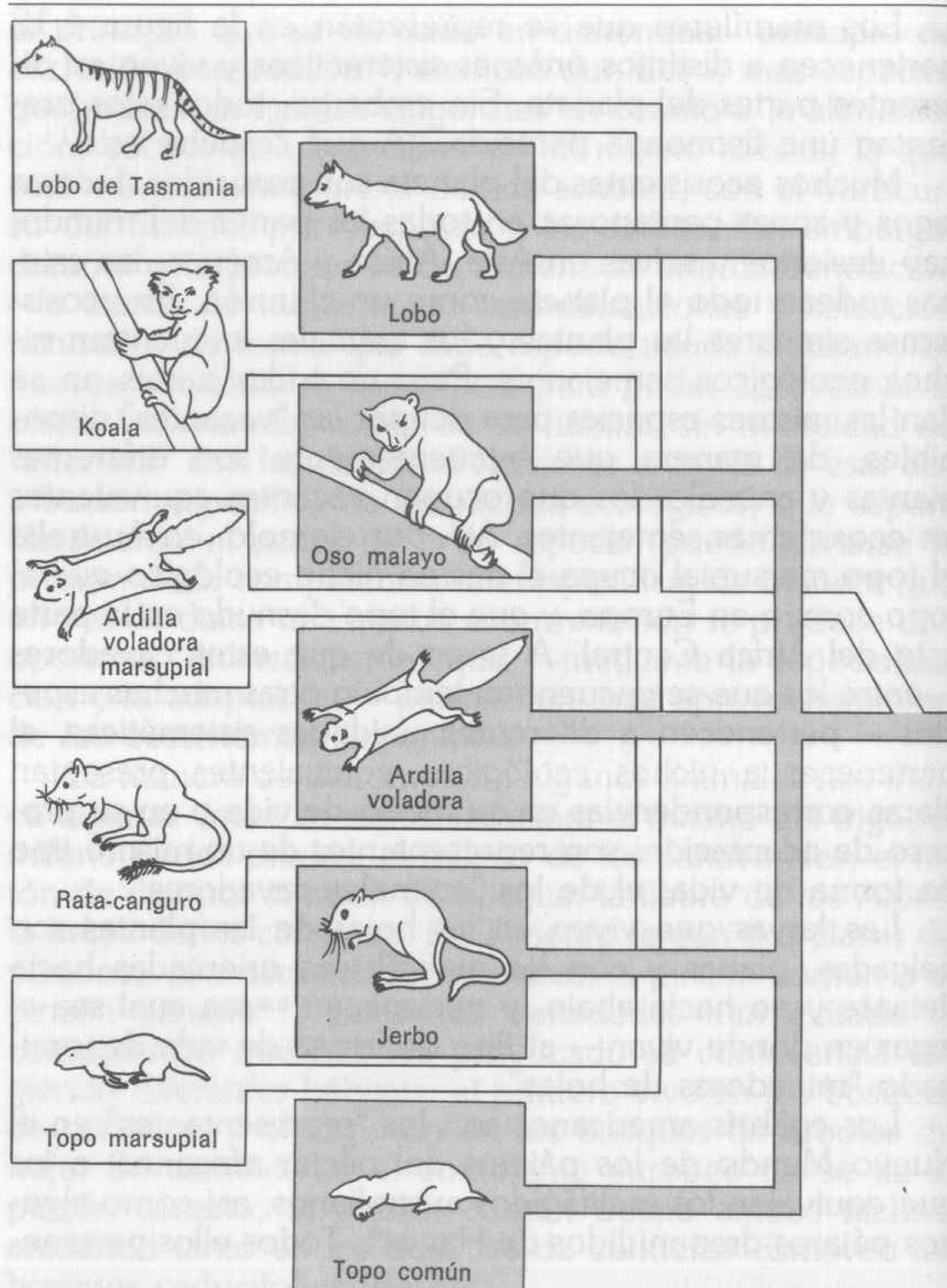


Fig. 4-13. Evolución convergente de los marsupiales y los mamíferos superiores (animales placentarios: véase explicación en la nota de la pág. 235). Los animales representados son: topo marsupial/topo común europeo; rata canguro marsupial/jerbo; ardilla marsupial/ardilla voladora; oso koala/oso malayo; lobo de Tasmania/lobo común.

cen al tipo de forma de vida denominado "pájaros chupadores de néctar" y desempeñan un importante papel como transportadores del polen, por lo que también son llamados "pájaros de las flores".

Un ejemplo particularmente interesante es el que nos proporcionan los marsupiales australianos en comparación con los mamíferos del resto del mundo. Especies que sistemáticamente son por completo diferentes pertenecen a un mismo estilo de vida y ocupan los mismos nichos ecológicos.

Este fenómeno, por el cual especies semejantes en cuanto a la constitución de alguno de sus órganos, o de toda su fisonomía, se parecen también en sus funciones fisiológicas y en su comportamiento, se denomina "convergencia".

Los miembros de una misma especie suelen ser los rivales más encarnizados, puesto que, como propietarios del mismo nicho, tienen idénticas exigencias en cuanto al medio ambiente*.

Existen varias posibilidades para evitar la competencia y la confrontación. El nicho ecológico de una especie se puede dividir mediante el establecimiento de "territorios". La defensa del territorio y la agresión van dirigidas principalmente contra los propios congéneres, y la selección tiende a favorecer a los "propietarios" más eficientes. De forma similar funciona también el comportamiento jerárquico en las sociedades animales. Sin embargo, cuando pese a estos mecanismos "atenuantes" se produce una feroz competencia y no existe la posibilidad de que los individuos se "eviten", puede tener lugar un proceso similar al que hemos denominado "principio de exclusión competitiva", sólo que en este caso se trata de una competencia entre miembros de una misma especie. Cuando se

* Las sociedades de animales constituyen un caso especial.

produce una superpoblación de un nicho ecológico, pequeños grupos de la población pueden decidir separarse y, al cabo del tiempo —mediante mutaciones, recombinaciones y selección—, llegar no sólo a vivir y comportarse de forma independiente sino incluso a constituir un nuevo nicho, lo que será el principio del proceso de formación de una nueva especie.

LA ESTRATEGIA DE LAS MALAS HIERBAS

El señor G., que acaba de jubilarse, aunque todavía conserva sus fuerzas, ha conseguido hacer realidad un viejo sueño: ha arrendado en las afueras de la ciudad una pequeña huerta. La tierra no es particularmente fértil, pero no es eso lo que más le preocupa. Lo que le ha estado fastidiando desde el principio, y le ha dado un montón de trabajo, ha sido limpiar la huerta de malas hierbas. Por eso se enfurece y se desespera aún más cuando, al llegar la primavera, ve que la huerta vuelve a llenarse de yerbajos: hierbas y plantas insignificantes como la draba crecen de nuevo por doquier. ¡Y eso que la había limpiado a conciencia en el otoño! Y, para colmo, entre las plantas intrusas no hay ni una que proceda del bosque cercano; pues con algún arbolillo o arbusto silvestre todavía se hubiera podido congraciar...

Lo que a nuestro jardinero aficionado le ocurre no es más que la consecuencia de diversas estrategias empleadas por las plantas para poder propagarse y desarrollarse. Comparemos dos tipos diferentes de estrategia*.

1. Lo primero que nos preguntamos es por qué son tan persistentes.

* En el lenguaje científico se denominan estrategia *r* y estrategia *K*; *r* significa elevado índice de reproducción; *K* significa máxima densidad de población.

- Estas plantas *ocupan inmediatamente* las nuevas "vacantes" que surgen en un ecosistema: vienen a llenar un "vacío ecológico".
- La mejor estrategia en estos casos es la *reproducción masiva*, a fin de utilizar todos los medios disponibles antes de que aparezcan otras especies.
- Esta estrategia puede llevarse a cabo mediante un rápido, aunque escaso, desarrollo de las plantas. La draba, por ejemplo, está "ahí" en cuanto empieza la primavera, y vuelve a desaparecer hacia finales de mayo.
- Su *ciclo vital es muy corto*, lo que significa que la *reproducción* y la *propagación* se verifican una sola vez.
- Finalmente, su intensiva reproducción les permite propagarse a nuevos lugares antes de que el actual se halle superpoblado... con lo que llegamos otra vez a nuestro punto inicial.

La estrategia de las malas hierbas consiste, por tanto, en una rápida y oportunista ocupación de los nichos vacíos durante su breve ciclo vital, y en el inmediato aprovechamiento de cualquier ocasión o recurso que se presente. Como dice el refrán, «mala hierba nunca muere».

2. Mientras tanto, el señor G. se sigue preguntando por qué no llega a crecer en su huerta ni un haya ni un pequeño bonetero como los del bosque cercano. La respuesta es: porque estos árboles practican una segunda estrategia, a la que llamaremos "estrategia de los árboles", aunque es utilizada también por otras plantas. Los árboles suelen reproducirse y asentarse en biotopos ya repletos en los que tratan de mantener la mayor densidad de población posible. Su estrategia es, por tanto, completamente diferente a la de las malas hierbas. ¿Cómo logran establecerse en un biotopo ya repleto?

- Mediante una *intensiva adaptación* al entorno, lo que supone que éste no sufra apenas alteraciones, como de hecho ocurre en los antiguos bosques naturales.

• Una perfecta adaptación significa también un elevado grado de *capacidad competitiva*. Con un sistema de raíces profundas y ramificadas consiguen quitarles el agua a otras plantas; su espeso follaje les tapa la luz del sol.
• Para esto es preciso que los árboles alcancen cierto tamaño, a veces de dimensiones respetables. Este tamaño no pueden alcanzarlo en un solo año. *Su ciclo vital dura, por lo general, muchos años*, lo que por otra parte les permite *repetir varias veces su proceso de reproducción*.

Así pues, la estrategia de los árboles no consiste precisamente en propagarse, sino en conservar un nicho una vez conquistado.

Algunos animales practican una estrategia similar. Las cuevas o los arrecifes de coral ofrecen biotopos estables y apropiados. Una avanzada especialización y una clara circunscripción a ciertos territorios serían aquí las bases de la adaptación y la capacidad competitiva. Por contraste, las bacterias y algunos parásitos adoptan la estrategia de las malas hierbas.

Naturalmente, no es difícil imaginar que muchas especies emplean una u otra estrategia para defender sus intereses "dependiendo de las circunstancias".

LA POBLACIÓN: PUNTO DE PARTIDA DE LA EVOLUCIÓN

Los ejemplos que hemos considerado hasta ahora aportan una serie de innovaciones a la teoría darvinista:

1. Existen posibilidades experimentales de investigar el proceso de la evolución.
2. Si bien es cierto que las mutaciones proporcionan la "materia prima" necesaria para la evolución, hay que tener en cuenta que éstas siempre se presentan a la selección natural en combinación con los genes ya existentes.

3. Esto nos indica claramente que la evolución no se basa en casos aislados, sino en la totalidad de los miembros de una misma especie que viven en un entorno determinado; es decir, en las poblaciones.

Actualmente todavía hay muchos insectos o bacterias que sucumben a los efectos de los insecticidas o de los antibióticos, pero ahora se trata de casos aislados; la especie como tal se ha hecho resistente a ellos y ha conseguido sobrevivir.

Darwin —y en general el darvinismo— interpretaba la evolución como un proceso intensivo de variaciones y selección, alimentado por una superproducción de individuos y combinaciones genéticas. Los individuos mejor dotados son los que sobreviven, transmitiendo a las próximas generaciones las cualidades y caracteres más favorables para mejorar su adaptación al medio ambiente. Pero ya desde el principio hubo algunos críticos que sugirieron la posibilidad de que incluso los individuos mejor dotados perecieran a causa de fenómenos no selectivos: un lago que se seca; las olas arrastran todo el plancton a las playas hasta el tamaño de una medusa; se producen corrimientos de tierras o inundaciones que hacen perecer indiscriminadamente a todos los seres vivos de una zona.

A medida que se fue desarrollando la teoría darvinista fue haciéndose cada vez más patente que cada individuo es el punto de partida de las mutaciones y el punto de aplicación de la selección natural, pero que el proceso de evolución propiamente dicho incumbe a toda la población de individuos de una misma especie —ya sean animales o plantas— que ocupan un área determinada. Después, cuando a principios de siglo las leyes de la transmisión hereditaria se revelan como procesos estadísticos, también desde el punto de vista de la genética se llega a la conclusión de que la evolución no es algo que afecte al individuo, sino a la totalidad de los miembros de una especie determinada en su interacción con el medio. Con lo

cual la selección se manifiesta también como un proceso estadístico cuyo fin es determinar la probabilidad —es decir, el promedio— con que los caracteres favorables son transmitidos con más frecuencia a los descendientes que los caracteres desfavorables.

Los grupos de individuos de una misma especie que viven en un mismo lugar se denominan "poblaciones"*. Así, por ejemplo, los pulgones que plagan un sembrado de habas; los zorros o los ciervos de un bosque, y también las encinas o las hayas que allí crecen; los dientes de león de un prado; los arenques que viven en determinado mar... todos estos grupos son poblaciones. Por los ejemplos podemos ver que las poblaciones pueden tener dimensiones muy variadas, tanto en relación con el número de miembros que poseen, como por la extensión de su hábitat.

Hay poblaciones compuestas por miles de millones de bacterias, por millones de mariquitas, por miles de ratones de campo, por cientos de zorros, por decenas de cigüeñas... Las grandes poblaciones suelen dividirse en pequeñas poblaciones locales: manadas de ciervos en el bosque, o de cebras en la estepa; piojos en la piel de un perro, miembros de un banco de arenques; los 80 miembros de cierta tribu. Estas poblaciones locales se denominan *demos***. Pero lo más importante es que en una población se da un continuo intercambio genético; este proceso, llamado "flujo de genes", es el responsable de que los factores hereditarios constituyan un "patrimonio genético".

A causa de la división de las grandes poblaciones en *demos*, el intercambio de genes se produce preferentemente entre miembros de estas pequeñas subdivisiones. Es aquí donde se da el punto de partida para la posible formación de nuevas especies (véase pág. 205).

* Del latín *populus*, pueblo.
** Del griego *demos*, pueblo, comunidad.

En resumen: *Una población es la comunidad reproductiva de todos los individuos de una misma especie —dentro de los límites naturales impuestos por un hábitat determinado— cuyos genes constituyen un patrimonio genético común. Con frecuencia las poblaciones se subdividen en pequeños grupos, en los que se da un intercambio genético más intenso, denominados "demos".*

A partir del concepto de "población" nos será mucho más fácil comprender la idea fundamental de Darwin: puesto que los miembros de una población, producidos en superabundancia, se adaptan en mayor o menor medida a las condiciones del medio ambiente, la mayoría de los individuos mejor adaptados y una minoría de los peor adaptados conseguirán sobrevivir y transmitirán su patrimonio genético a las siguientes generaciones.

La población se convierte, pues, en el centro de estudio de las investigaciones en torno a la evolución.

Anteriormente, la cuestión era: ¿cómo se comporta el individuo dotado de ciertos caracteres y cualidades en un entorno determinado? ¿Sucumbirá o sobrevivirá al proceso de selección? Y si sobrevive, ¿generará individuos con iguales posibilidades? Hoy día estas cuestiones se plantean de otra forma: ¿qué posibilidades tiene un nuevo gen, surgido por mutación, de imponerse dentro de una población determinada? ¿De qué factores depende el que este nuevo gen llegue o no a establecerse y propagarse? Y también: ¿cuáles son las combinaciones génicas que ofrecen a sus portadores las mayores posibilidades de sobrevivir en un medio ambiente concreto y qué probabilidad tiene una combinación génica favorable de reflejarse en el fenotipo de una población determinada? ¿Cuántas generaciones serán necesarias para que esto ocurra? ¿Cómo y con qué rapidez se altera el patrimonio genético de una población después de que se produzca una alteración de las condiciones de su medio ambiente?

Responder a estas y otras muchas preguntas es el objetivo de una nueva ciencia, surgida en la década de

1930, que está adquiriendo cada vez más importancia para la moderna investigación de los procesos evolutivos: *la genética de poblaciones*. Esta nueva ciencia —como su propio nombre indica y como hemos podido ver por el tipo de preguntas que plantea— se ocupa de la genética de las poblaciones propiamente dicha, no de sus miembros individuales. Su objeto es *el estudio de los cambios que se producen en el patrimonio genético de las poblaciones a lo largo del tiempo, y el análisis de las causas responsables de dichos cambios*. Por tanto, esta ciencia se constituye como una rama especializada de la moderna investigación de los procesos evolutivos, puesto que evolución significa cambio en el patrimonio genético de las especies a lo largo del tiempo.

A partir de sencillos ejemplos vamos a conocer ahora cómo enfoca sus investigaciones la genética de poblaciones. La fenilcetonuria es una enfermedad hereditaria de carácter recesivo que afecta al metabolismo de las personas (véase pág. 121). En Europa, uno de cada 10.000 recién nacidos se ve afectado por esta enfermedad; es decir, que su incidencia es del orden de 0,0001.

Una cuestión importante sería saber con qué frecuencia aparece en nuestro patrimonio genético el gen causante de esta enfermedad. Al parecer, su frecuencia es muy pequeña; pero ¿es realmente así?

Vamos a intentar calcular su valor exacto; no es tarea fácil, ya que los métodos prácticos de investigación genética no han dado resultado en este caso concreto. Sin embargo, la genética de poblaciones ofrece una nueva vía basada en las siguientes consideraciones.

Mientras una población no se halla sometida a fuertes presiones evolutivas —lo que, en principio, es el caso de las actuales poblaciones humanas—, su patrimonio genético se encuentra en un estado de equilibrio. Aunque las mutaciones, la selección y otros factores evolutivos ejercen una influencia constante sobre el patrimonio genético, suele producirse una mutua compensación entre todas las

presiones, lo que garantiza hasta cierto punto la estabilidad de la composición genética existente. Para un observador superficial esta población parecerá libre de la presión de la selección, de las mutaciones o de cualquier otro factor evolutivo. Éste es precisamente el estado del que parte la genética de poblaciones para emprender el estudio de nuestro problema: partimos, pues, de una *población modelo* que no está sometida a ningún proceso de evolución y la analizamos matemáticamente*. Los resultados que obtengamos pueden aplicarse después a *poblaciones reales*, siempre que se hallen en un estado de equilibrio.

Nuestra población ideal ha de cumplir los siguientes requisitos:

1. Ser tan amplia que todos los cambios que se produzcan en su patrimonio genético sigan las leyes de la estadística, y los fenómenos excepcionales carezcan de importancia. Tampoco ha de producirse la inmigración o emigración de individuos.
2. Sus miembros son organismos diploides que se reproducen sexualmente; el apareamiento es al azar, siguiendo las leyes de la probabilidad, y no por elección (panmixia).
3. En esta población no se producen mutaciones ni se da la selección natural; los portadores de los diferentes genotipos tienen, por tanto, las mismas posibilidades de reproducirse.

Nuestro problema es: conocemos el número de enfermos de fenilcetonuria, es decir, el número de genotipos

* Hardy, uno de los fundadores de esta rama de la ciencia, ha declarado que «un mínimo de matemáticas, del tipo de uno por uno, es suficiente para comprender estos problemas», es decir, que bastan unos conocimientos básicos.

aa, y queremos averiguar la frecuencia con que se da el gen *a* en la población. Para llegar a la solución tendremos que seguir el camino a la inversa: supondremos que conocemos la frecuencia de *a* y calcularemos la incidencia de los portadores de la combinación *aa*.

Naturalmente, no conocemos el valor numérico de la frecuencia de *a*, por lo que emplearemos la letra q para representarla. La frecuencia del alelo "sano", y dominante, *A* será representada por la letra p. Por tanto, podemos decir que la probabilidad de que una célula reproductora contenga el alelo *A* es p, y de que contenga el alelo *a* es q, siendo $p + q = 1$*.

¿Qué genotipos obtendremos en la siguiente generación y cuáles serán sus frecuencias? Podemos averiguar la respuesta observando el siguiente cuadro de combinaciones:

Células generativas (gametos) ♂	A p	a q
A p	AA p^2	Aa pq
a q	Aa pq	aa q^2

* La probabilidad uno significa "todo", la "totalidad", el "conjunto completo", el 100 %. En vez de "probabilidad" podemos utilizar también el término "frecuencia".

Obtendremos los tres genotipos: *AA*, *Aa* y *aa* en una relación de $p^2 : 2pq : q^2$*; su suma nos daría de nuevo la totalidad, es decir, la unidad**.

Ahora ya estamos en condiciones de resolver nuestro problema acerca de la fenilcetonuria. La frecuencia de los genotipos enfermos es de $0{,}0001 = 10^{-4}$. Éste es el valor que corresponde a q^2. La frecuencia q del gen *a* puede calcularse como $q \sqrt{10^{-4}} = 10^{-2} = 0{,}01$. La enfermedad tiene una incidencia de uno de cada diez mil individuos; la frecuencia del gen *a* es, en cambio, 1/100, es decir, cien veces mayor. Entonces ¿dónde se ocultan los genes *a*?

Se encuentran en el par heterocigótico *Aa*, puesto que bajo el amparo del gen dominante *A* pueden ocultarse innumerables genes *a*. Pero ¿con qué frecuencdia? Podemos calcularla rápidamente: el número de los heterocigóticos equivale a $2pq = 2q\ (1 - q)$, que para $q = 0{,}01$ nos da $2pq = 0{,}02$, es decir, un 2 % de todos los individuos de la población. A pesar de que la enfermedad sólo afecta a uno de cada 10.000 individuos, hay un 2 % que portan heterocigóticamente este peligroso gen en su patrimonio genético, es decir, ¡uno de cada cincuenta!

El ejemplo de la fenilcetonuria puede darnos una idea de lo persistente que puede llegar a ser un gen recesivo manteniéndose en la "clandestinidad" heterocigótica, a pesar de que el estado homocigótico es el causante de una grave enfermedad. A continuación consideraremos un caso aún más extremo. A veces se da el caso de que

* De acuerdo con nuestras premisas —no hay mutaciones ni selección—, en la siguiente generación la relación entre las frecuencias, p/q, no habrá experimentado ningún cambio:

$$\frac{\text{frecuencia } A}{\text{frecuencia } a} = \frac{2p^2 + 2pq}{2p^2 + 2pq} = \frac{2p\ (p + q)}{2p\ (p + q)}$$

Esta relación se mantendrá constante también en las próximas generaciones, y los genotipos *AA*, *Aa* y *aa* seguirán produciéndose en una relación $p^2 : 2pq : q^2$. Debido al nombre de sus descubridores, esta relación se denomina "fórmula de Hardy-Weinberg".

** $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

los portadores de un genotipo *aa* no presentan las condiciones necesarias para sobrevivir o para reproducirse. A este tipo de genes *a* se les denomina *factores letales* (véase fig. 4-14). Tales factores se pueden dar en las plantas, en los animales y también en las personas*. En las poblaciones los genotipos *aa* son siempre eliminados por la selección natural; sin embargo, siempre vuelven a aparecer. Veamos por qué ocurre esto. En una población determinada obtenemos que la frecuencia de los genotipos de la generación de partida F_0 inmediatamente después de la fecundación es

AA	**Aa**	**aa**	**Suma**
p^2	$2pq$	q^2	1

Después de la selección:

p^2	$2pq$	0	$p^2 + 2pq = 1 - q^2$

lo que podemos convertir en**:

$\dfrac{p^2}{1-q^2}$	$\dfrac{2pq}{1-q^2}$	0	1

o bien en***:

$\dfrac{1-q}{1+q}$	$\dfrac{2q}{1+q}$	0	1

*Por ejemplo, la *anencefalia* (falta del cerebro) o la *ictiosis* (enfermedad que causa el apergaminamiento y agrietamiento de la piel).

** Puesto que la suma de ambas frecuencias siempre es 1, podemos dividir por $1 - q^2$.

*** $\dfrac{p^2}{1-q^2} = \dfrac{(1-q^2)}{(1+q)(1-q)} = \dfrac{1-q}{1+q}$;

$\dfrac{2pq}{1-q^2} = \dfrac{2q(1-q)}{(1+q)(1-q)} = \dfrac{2q}{1+q}$.

La frecuencia del gen *a* es la mitad de la de los heterocigóticos, es decir: $\dfrac{q^*}{1+q}$. La frecuencia del alelo *A* es la diferencia entre la frecuencia de *a* y la unidad, es decir: $\dfrac{1}{1+q}$*. Con estas frecuencias tiene lugar la generación F_1.

Por tanto, la frecuencia de *a* en F_0 es q, y en F_1 será $\dfrac{q}{1+q}$

Correspondientemente, la frecuencia del genotipo *aa* es en $F_0 = q^2$, y en $F_1 = \left(\dfrac{q}{1+q}\right)^2$

Veamos un ejemplo: el factor letal *a* se produce con la frecuencia $q = 0{,}001$ en determinada población. ¿Cómo se altera la frecuencia de los genotipos *aa* al producirse una nueva generación?

En $F_0 : q^2 = 0{,}000001$.

En $F_1 : \left(\dfrac{Q}{1+q}\right)^2 = 0{,}000000998$

Un interesante resultado que nos demuestra que, pese a haber eliminado por completo los genotipos *aa*, su frecuencia se reduce de $1 \cdot 10^{-6}$ en la generación F_0 a $0{,}998 \cdot 10^{-6}$ en la generación F_1; es decir, tan sólo en un 0,2 %.

Con este ejemplo podemos apreciar claramente que un alelo recesivo y reprimido por la selección es capaz de conservarse durante mucho tiempo en el patrimonio genético de una población, incluso cuando —como ocurre en nuestro ejemplo— se trata de un factor letal que al pre-

* $1 - \dfrac{q}{1+q} = \dfrac{1+q-q}{1+q} = \dfrac{1}{1+q}$

sentarse en forma homocigótica es eliminado en cada generación.

Los cálculos demuestran que cuando se trata de un factor letal con una frecuencia $q = 0{,}01$, se necesitan 100 generaciones para reducir su frecuencia a la mitad, y que tras 900 generaciones ¡sólo se habrá reducido a $q_{900} = 0{,}001$!

UN EJEMPLO MUY INSTRUCTIVO: LA ANEMIA FALCIFORME

En algunas regiones de nuestro planeta se da con cierta frecuencia una enfermedad que consiste en que más de la tercera parte ($1{,}5 \cdot 10^6$ de los $4{,}5 \cdot 10^6$ totales) de los glóbulos rojos o hematíes de la sangre de los individuos afectados presenta una apariencia falciforme y no puede cumplir sus funciones. Estos glóbulos rojos son atacados y destruidos por los glóbulos blancos o leucocitos. La consecuencia de esto es una anemia grave, que, generalmente, provoca la muerte del individuo antes de que llegue a la edad de reproducirse; esta enfermedad se denomina "anemia falciforme".

Sorprendentemente, las zonas de la tierra en las que se da esta enfermedad coinciden con las áreas en donde se da el paludismo* de forma especialmente virulenta. ¿Qué clase de relación puede haber entre ambas manifestaciones?

Esta relación pudo descubrirse en los últimos veinte años. Las personas con anemia falciforme son portadores homocigóticos de un gen recesivo, el Hb^S, que ocasiona la muerte a una edad temprana, puesto que produce una alteración en la estructura de las moléculas de hemoglobina*.

* Fiebres intermitentes, fiebres palúdicas. Enfermedad infecciosa que puede contraerse en los trópicos y en algunos países de Europa. El organismo transmisor es el mosquito *Anopheles*.

Los individuos heterocigóticos Hb^AHb^S tienen la sangre normal. Pero si se extrae esta sangre y se coloca en un ambiente pobre en oxígeno, un 40 % de los glóbulos rojos toma una apariencia falciforme; lo que de hecho no suele ocurrir en condiciones normales. Los individuos homocigóticos Hb^AHb^A son, en cambio, completamente sanos.

¿A qué se debe entonces la coincidencia con el paludismo? Éste es el *quid* de la cuestión: los heterocigóticos Hb^AHb^S son resistentes a los organismos que producen el paludismo, pero los homocigóticos dominantes no lo son. Esto plantea un dilema al mecanismo de transmisión hereditaria de estos alelos: el genotipo homocigótico recesivo Hb^SHb^S provoca la muerte casi sin excepción; el genotipo dominante Hb^AHb^A da lugar a individuos completamente sanos, pero extraordinariamente vulnerables al paludismo; y precisamente en las zonas en donde se da éste es donde mejor responden los genotipos heterocigóticos Hb^AHb^S.

La solución óptima sería que en las zonas afectadas por el paludismo se dieran sólo genotipos heterocigóticos Hb^AHb^S. Pero debido a las leyes que regulan la transmisión hereditaria esto no es posible; por tanto, seguirán produciéndose genotipos homocigóticos vulnerables Hb^AHb^A y Hb^SHb^S: el primero diezmado por el paludismo y el segundo víctima de la anemia falciforme.

A un sistema de este tipo se le denomina "polimorfismo equilibrado"**: puesto que la capacidad de adaptación del genotipo heterocigótico Hb^AHb^S es mayor que la

* Una molécula normal de hemoglobina está constituida por dos cadenas proteicas α y por otras dos β, cada una de ellas portadora de un grupo "hemo". Cuando se da la anemia falciforme, las cadenas β, que están compuestas por 147 aminoácidos, contienen valina en lugar de ácido glutámico. Puede demostrarse que esto sucede a consecuencia de la alteración de una sola base de las que componen el ADN del gen que regula la formación de las cadenas β. El gen de la falcemia se ha originado, por tanto, a partir de una mutación puntual.

** También "heterosis", o "vigor híbrido".

de los homocigóticos $Hb^A Hb^A$ y $Hb^S Hb^S$, ambos alelos han de mantener un equilibrio en la población, con lo que queda asegurada la existencia de los tres genotipos y ninguno de los dos alelos puede llegar a excluir al otro.

El gen responsable de la formación de células falciformes sigue hoy presente en un 9 % de la población negra norteamericana, a pesar de que esta población vive a gran distancia de las zonas en que se da el paludismo. Haciendo una estimación aproximada, puede deducirse que al menos un 22 % de los negros que fueron llevados como esclavos a los Estados Unidos eran portadores del gen causante de la anemia falciforme. Esta cifra corresponde perfectamente a la frecuencia que se observa actualmente en las zonas afectadas por el paludismo.

El alelo determinante de la anemia falciforme sigue dándose con una frecuencia notable incluso en poblaciones de zonas en las que el paludismo ha sido erradicado ya hace mucho tiempo. Éste es el caso, por ejemplo, de ciertas zonas de Italia. La causa de este fenómeno es comprensible: cuando los habitantes de zonas afectadas por el paludismo se trasladan a otras zonas, cesa la amenaza que pesaba sobre los homocigóticos dominantes, pero siguen persistiendo los efectos letales del gen de la anemia falciforme. Al considerar estos factores letales hemos podido ver que los genes recesivos que se dan con una frecuencia relativamente pequeña en una población, insisten tenazmente en su "lucha" con el alelo dominante, incluso a pesar de que la selección elimine por completo su forma homocigótica, como ocurre en el caso de los factores letales. Es evidente que en el caso de los negros americanos todavía no ha concluido el lento proceso de eliminación.

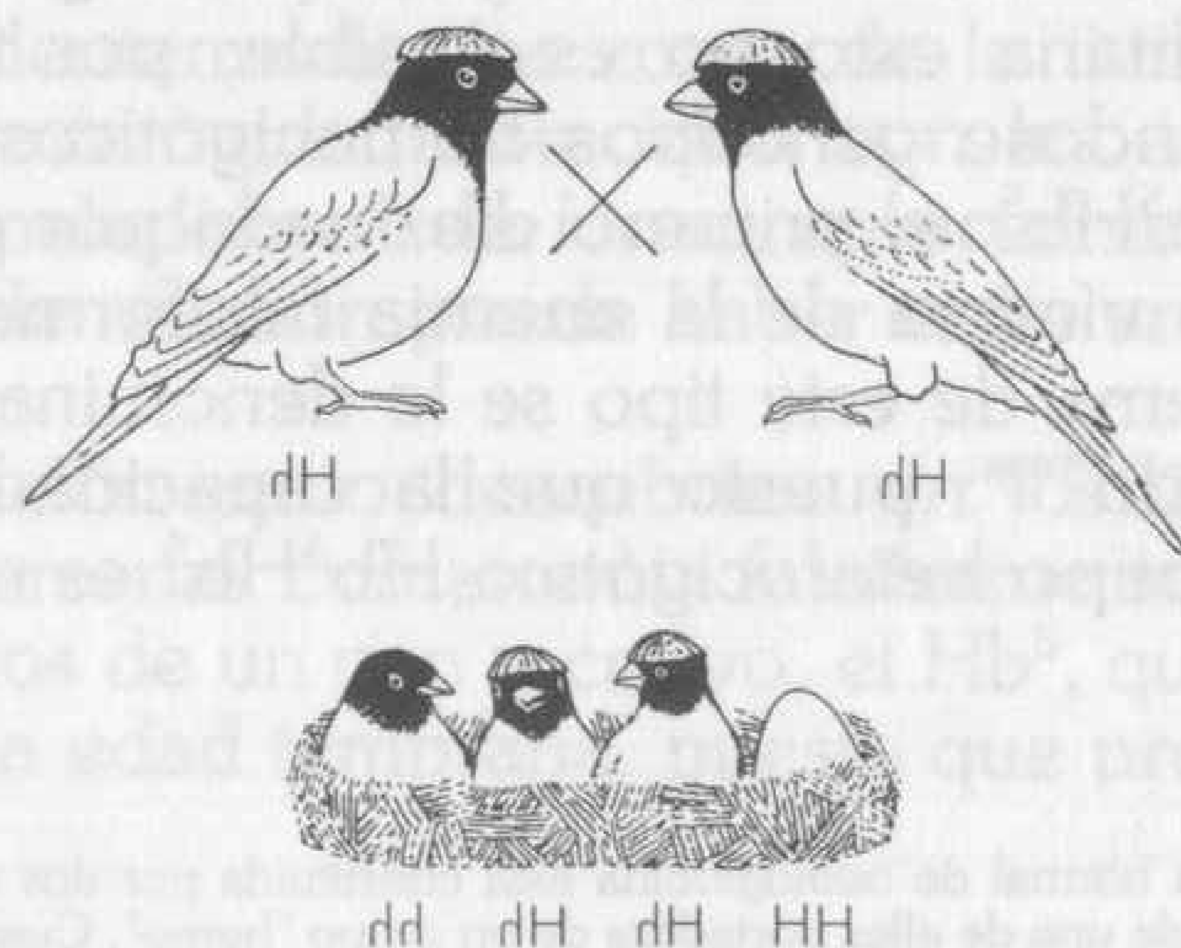


Fig. 4-14. El gen *H* es el responsable de que se forme este "capuchón" de plumas "estilo Beatle" de los pinzones. Sin embargo, en estado homocigótico este gen resulta letal.

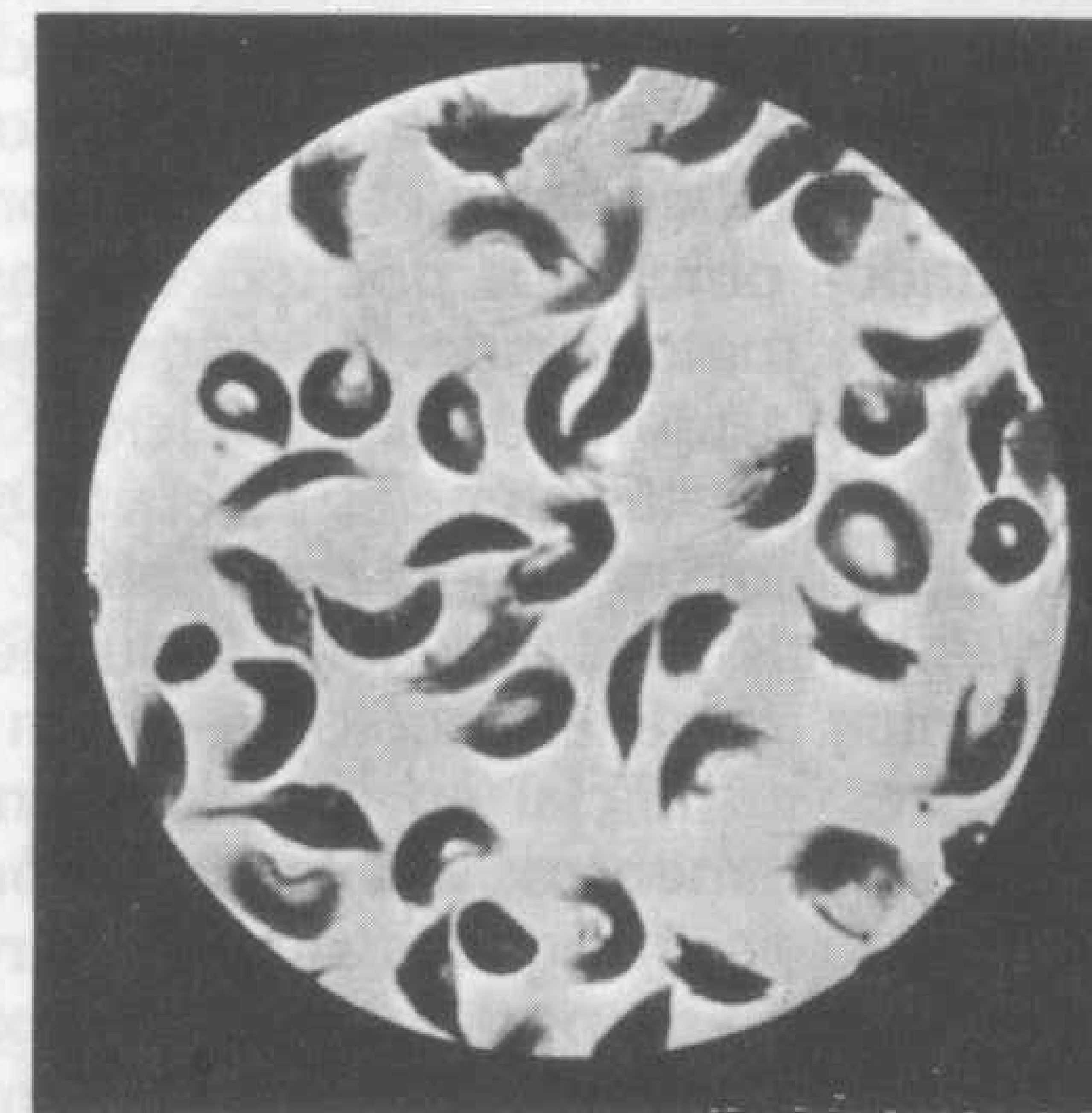


Fig. 4-15. Glóbulos rojos de un enfermo de anemia falciforme.

LA FORMACIÓN DE UNA NUEVA ESPECIE

El objetivo principal que persigue la investigación de los procesos evolutivos es descubrir y comprender las causas que han conducido a la formación de nuevas espe-

cies. Para ello se basa en toda una serie de ciencias: anatomía, embriología, geografía de la flora y de la fauna, química, física, genética, genética de poblaciones y otras muchas. Las correspondencias y el carácter complementario de los resultados obtenidos por todas estas ciencias a través de diferentes métodos de investigación garantizan los fundamentos de la teoría de la evolución. En tiempos de Darwin muchas de estas ciencias se encontraban todavía en sus principios; otras ni siquiera existían. A partir de entonces las nuevas ciencias que han ido surgiendo —cronología, bioquímica, genética, ecología— han provocado un cambio a veces sustancial en los planteamientos, los objetivos de los experimentos, la interpretación y la argumentación. Numerosas incógnitas que el darvinismo no era capaz de despejar han podido al fin ser explicadas. A consecuencia de ello ha ido formándose una nueva teoría de la evolución que, como ya hemos dicho, debe su capacidad analítica y su fiabilidad a todos los resultados y datos aportados por investigadores de muy diversas ramas de la ciencia. George Gaylord Simpson y Julian Sorel Huxley*, en la década de los cuarenta, denominaron a esta teoría como "teoría sintética de la evolución"**. A continuación daremos a conocer algunas concepciones modernas sobre el origen de las especies basadas en esta teoría.

El herrerillo o paro carbonero, cuya área de nidificación se extiende por Europa y Asia, puede dividirse en tres grandes grupos. El herrerillo de *tipo europeo* tiene el dorso verde y el vientre amarillo, y su hábitat se extiende desde Europa a lo largo de Asia, hasta el río Amur, formando un ancho cinturón. Los herrerillos que pueblan la zona que se extiende desde Persia hasta las islas de la Sonda tienen, en cambio, el dorso gris y el vientre blanco;

* Julian Huxley (1887-1975), zoólogo inglés.
** Llamada también "neodarvinismo", aunque existen buenas razones —entre ellas las de tipo psicológico— por las que resulta más apropiado denominarla "teoría sintética".

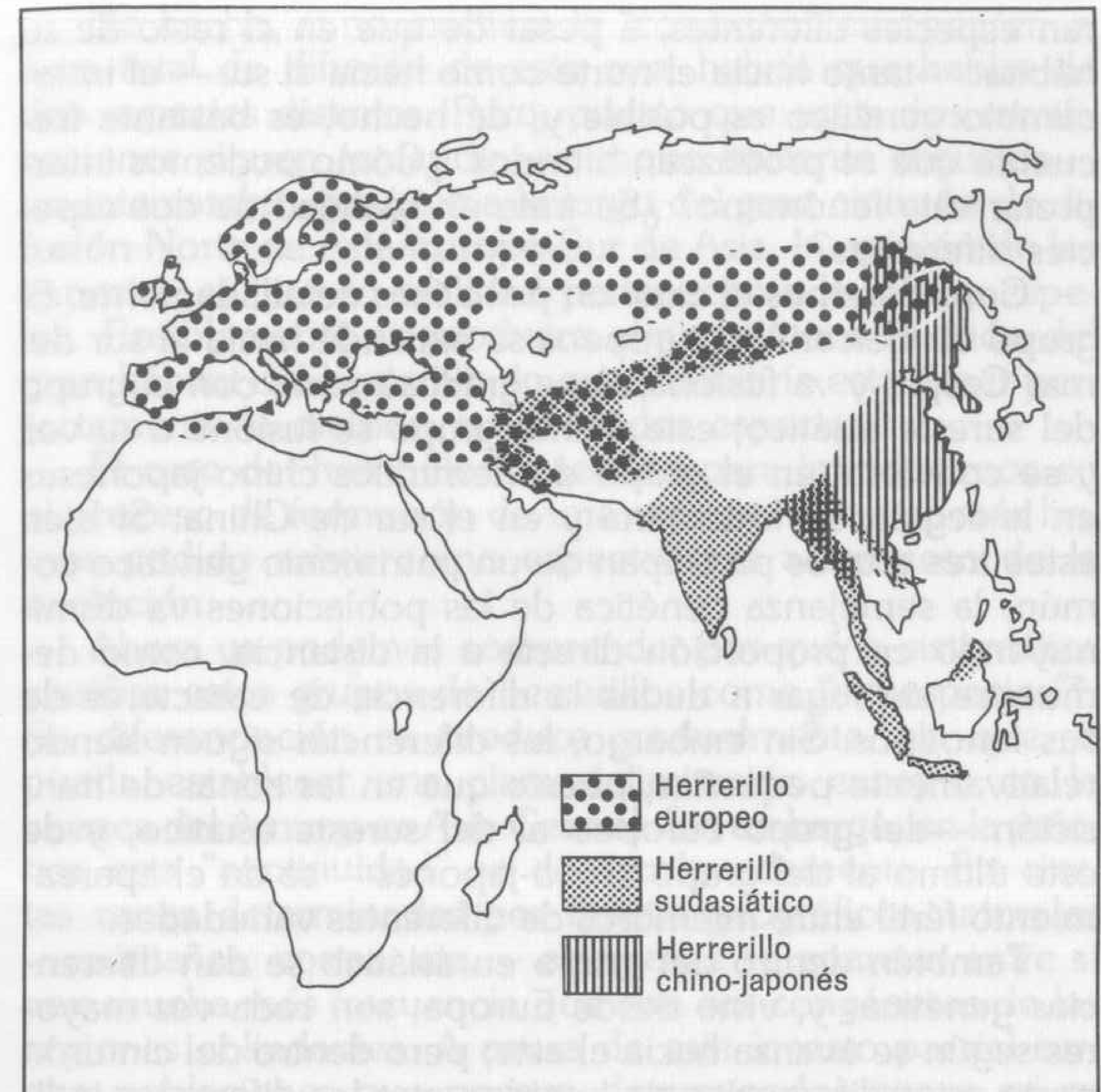


Fig. 4-16. Areas de propagación y formación de especies en el caso del herrerillo. (Véanse las explicaciones en el texto.)

mientras que los herrerillos chino-japoneses, de tamaño más pequeño, tienen el dorso verde con una mancha amarillo-verdosa. A lo largo de todo este hábitat, estos pájaros se aparean entre sí, excepto en la cuenca del río Amur, donde coinciden los herrerillos europeos y los chinos*. En esta zona ambos tipos se comportan como si fue-

* Se han observado algunos casos raros de hibridación.

ran especies diferentes, a pesar de que en el resto de su hábitat —tanto hacia el norte como hacia el sur— el intercambio genético es posible y, de hecho, es bastante frecuente que se produzcan híbridos. ¿Cómo podemos interpretar este fenómeno? ¿Se trata en realidad de dos especies diferentes?

Consideremos el caso un poco más detalladamente. El grupo de herrerillos europeos se extiende hacia el sur del mar Caspio y va fusionándose gradualmente con el grupo del sureste asiático; este último grupo se fusiona a su vez y se convierte en el grupo de herrerillos chino-japoneses en la región de Indochina y en el sur de China. Si bien estos tres grupos participan de un patrimonio genético común, la semejanza genética de las poblaciones va disminuyendo en proporción directa a la distancia, como demuestra sin lugar a dudas la diferencia de caracteres de sus fenotipos. Sin embargo, las diferencias siguen siendo relativamente pequeñas, puesto que en las zonas de transición —del grupo europeo al del sureste asiático, y de este último al del grupo chino-japonés— se da el apareamiento fértil entre miembros de diferentes variedades.

También dentro del grupo eurasiático se dan diferencias genéticas y, visto desde Europa, son cada vez mayores según se avanza hacia el este; pero dentro del cinturón norte estas diferencias no impiden que los diferentes individuos de este grupo se apareen y se reproduzcan.

En cambio, en la región de la cuenca del río Amur, que es donde se encuentran el cinturón de difusión norte y el cinturón de difusión sur, las diferencias genéticas son ya tan marcadas que resulta imposible un apareamiento fértil entre individuos de diferentes grupos: en esta zona de confluencia los herrerillos del grupo eurasiático y los herrerillos del Asia Oriental se comportan como especies diferentes y reúnen todas las características para serlo*.

* Esto ocurre también en la pequeña franja de intersección de Asia Central.

De hecho, si no existiera la "conexión" europea en el área total de difusión de esta ave, habría que hablar de dos especies distintas. Pero, puesto que estas dos ramificaciones siguen teniendo —aunque bastante reducido— un intercambio genético a lo largo del gran cinturón de difusión Norte de Asia-Europa-Sur de Asia, la opinión de los expertos es que en realidad pertenecen a la misma especie. Posiblemente se produzca algún día una división del gran hábitat del herrerillo, lo que permitiría establecer perfectamente la división entre las dos especies.

El caso del herrerillo ha servido para introducirnos en el proceso de formación de una especie. Una vez más hemos podido asistir como espectadores al proceso de la evolución...

Ahora ya podemos comprender por qué la sistemática clasifica estos grupos de herrerillos como "subespecies"*. Su diferenciación se produce gradualmente, sin que se pueda establecer una clara delimitación excepto en la cuenca del Amur y en Asia Central. Sin embargo, en la práctica esta "continuidad" se da escalonadamente. En ciertas zonas determinadas por límites geográficos naturales —montañas, costas, etc.— estas aves se aparean entre sí con mucha más frecuencia que con sus congéneres de las regiones colindantes. A causa de este incesto parcial surgen poblaciones que poseen determinados genes en su forma homocigótica. El desarrollo de este proceso da lugar a la formación de diferentes *razas*. Las razas se distinguen unas de otras por los genes que cada una posee homocigóticamente; por ejemplo:

Raza 1: *AABBCCddeeFFGGHH...*
Raza 2: *aabbccDDEEFFGGhh...*
Raza 3: *AAbbCCddeeffggHH...*

* La subespecie eurasiática se denomina *Parus major major*; la del sudeste asiático, *Parus major cinereus*; la de Asia Central, *Parus major minus*.

Las razas son grupos de individuos de una misma especie que se distinguen por la posesión de determinados genes homocigóticos, aunque los miembros de diferentes razas pueden intercambiar genes entre sí. Por tanto, la jerarquía de estas categorías es: especie-subespecie-raza.

Hasta la fecha se han establecido 30 razas diferentes en todo el hábitat del herrerillo. Este conjunto de razas se denomina "círculo de razas de la especie".

Pero ¿cómo se ha dado la propagación del herrerillo en un cinturón norte y otro sur? Durante la época de las glaciaciones, cuando el norte de Europa estaba cubierto de hielo, sólo existía el cinturón sur. Después, al fundirse el hielo, comenzó el herrerillo su lenta peregrinación por la ruta del norte de Europa hacia Asia. Cuando llegó al fin a la cuenca del Amur sus diferencias genéticas con los congéneres del este eran tales que prácticamente dejó de ser posible la hibridación de miembros de los dos grupos. ¿Y cómo llegaron a producirse estas diferencias genéticas? Reflexionemos: mientras se siga produciendo un intercambio genético entre los miembros de una población no podrá darse un pequeño grupo —*demos*— que de forma autónoma inicie un desarrollo propio e independiente, ya que todas las mutaciones se mezclan continuamente en el patrimonio genético común. El desarrollo genético independiente sólo puede producirse en caso de que se dé un *aislamiento genético*, es decir cuando el flujo genético que existía entre los *demos* se ve interrumpido o dificultado. Una vez se ha producido la escisión van surgiendo mutaciones y recombinaciones diferentes en cada grupo, y el incesto que se da entre los miembros de un mismo grupo se encargará de reforzar las diferencias. Antes de pasar a analizar las causas que producen el aislamiento vamos a resumir lo que sabemos hasta ahora acerca de la formación de una nueva especie.

El área de propagación de una especie puede quedar dividida a causa de fenómenos naturales —como, por

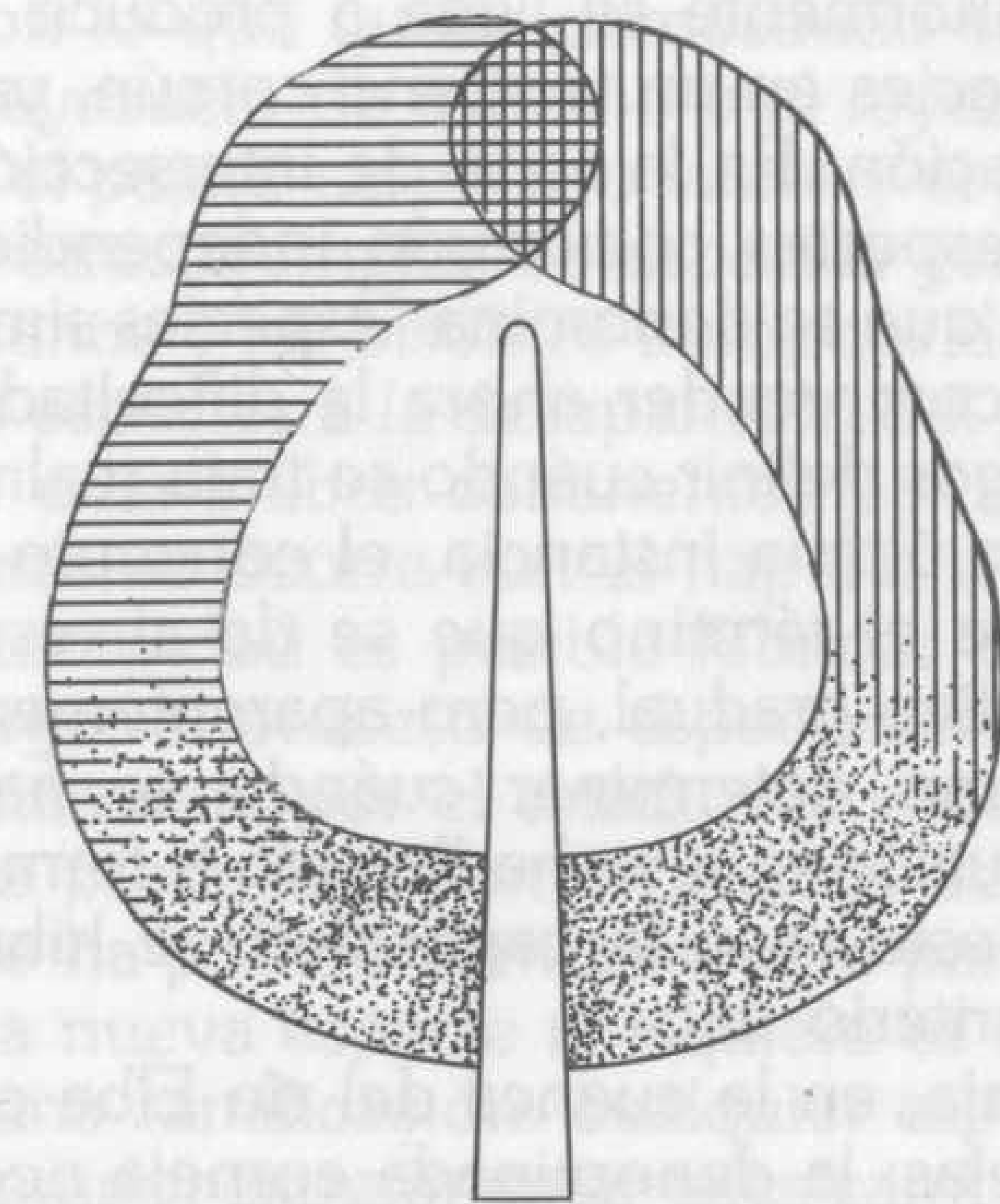


Fig. 4-17. Esquema que representa la especiación tras la separación.

ejemplo, la formación de un nuevo río— en dos sectores diferentes. Este proceso se denomina *separación*, puesto que tiene como consecuencia que el flujo genético se produzca separadamente en cada una de las poblaciones, dando lugar a un desarrollo independiente. Incluso el punto de partida para esta evolución será diferente: habrá genes del patrimonio genético original que estén más representados en un grupo que otro, y viceversa. Además, las combinaciones y las mutaciones que se produzcan estarán sometidas a diferentes presiones de selección, ya que los biotopos serán diferentes. Primero se producirán dos razas diferentes y, tras un largo período de aislamiento, llegarán a establecerse dos subespecies. Los cambios que experimente el medio ambiente impulsarán a ambas subespecies a emigrar y colonizar nuevas áreas, e irán experimentando cada vez mayores divergencias genéticas, hasta llegar a constituir dos especies diferentes que habi-

tan en diferentes regiones, es decir, dos especies alopátricas*. Si posteriormente se llega a producir el encuentro de ambas especies en un territorio común, ya no será posible la hibridación. En la zona de intersección de sus hábitats ambas especies coexistirán independientemente, y constituirán lo que se denomina "especies simpátricas"**.

Podemos comprender ahora la dificultad que supone para los biólogos definir cuándo se trata realmente de una especie***. En última instancia, el concepto de "especie" no es más que el término que se da al resultado de un proceso evolutivo gradual, pero aparentemente continuo. Entonces ¿cómo determinar cuándo se ha logrado tal grado de evolución que se ha llegado a formar una o más especies? En este caso la capacidad de hibridación proporciona un criterio útil.

En Alemania, en la cuenca del río Elba coinciden dos tipos de cornejas: la denominada corneja negra, que vive en el lado oeste del río, y la corneja cenicienta, que vive en las regiones al este del río. La escisión en estos dos grupos parece haberse producido durante la época de las glaciaciones. Después de la retirada de los hielos ambos grupos fueron poco a poco incluyendo la cuenca del río en sus respectivos hábitats, volviendo a cruzarse en esta estrecha franja de intersección, por lo que son consideradas como dos razas diferentes de una misma especie.

Cuando un proceso de este tipo continúa desarrollándose llegan a producirse "especies gemelas". El ruiseñor mayor y el ruiseñor común son ejemplo de este tipo de evolución****. En las regiones de Mecklemburgo y Pomerania, en Polonia, estas dos especies coinciden sin llegar a

* Del griego *allos*, diferente, y del latín *patria*, patria, hogar.

** Del griego *sym*, junto, mismo.

*** Este problema llegó a ser calificado por cierto botánico de *"crux et scandalum"*.

**** El hábitat del ruiseñor mayor *(Luscinia luscinia)* se extiende por el sur de Suecia, Mecklemburgo y desde Polonia hasta Rumania, y sigue después hacia el este. El ruiseñor común *(Luscinia megarhynchos)* se extiende desde Mecklemburgo hasta Hungría pasando por Polonia y continuando después hacia el oeste.

cruzarse; sin embargo, se ha conseguido hibridarlas en cautividad, con lo que queda demostrado su cercano parentesco. El reyezuelo de invierno y el reyezuelo de verano, así como el pájaro carpintero verde y el pájaro carpintero gris, son otros ejemplos de especies gemelas. Los bisontes americanos y los bisontes europeos deben su separación en dos especies a la desaparición del puente de tierra firme que unía ambos continentes por el estrecho de Bering. Y lo mismo ocurre con el naptil o wapiti y el ciervo rojo. En cautividad es posible hibridar estas especies.

Sin embargo, el proceso de especiación no tiene que pasar necesariamente por el estadio de especies gemelas, ya que puede producirse como proceso de ramificación. Finalmente, se ha podido demostrar que para que se pueda formar una nueva especie ni siquiera es necesario que se produzca una ramificación: cualquier especie puede, a lo largo del tiempo, experimentar tales cambios que acabe por convertirse en otra especie distinta. Los principios que rigen este proceso son siempre los mismos: inicialmente se produce una separación, es decir, la escisión de una población del conjunto de la especie, ya que mientras se siga dando el intercambio genético no es posible que se dé una evolución divergente. La separación de un grupo determinado del resto de la especie provoca el aislamiento genético, ya que supone un impedimento para la reproducción en común. Una separación de este tipo puede producirse por las siguientes causas: alteración del curso de un río, elevación o descenso del nivel de las aguas*, formación de una lengua de tierra en un lago por desecación parcial, surgimiento de una cadena montañosa, avance de zonas desérticas o de zonas glaciales; en fin, por fenómenos geológicos o geográficos. Por este motivo la separación se denomina también "aislamiento geográfico".

* Después de las últimas glaciaciones el nivel del mar se elevó, aproximadamente, unos 100 metros.

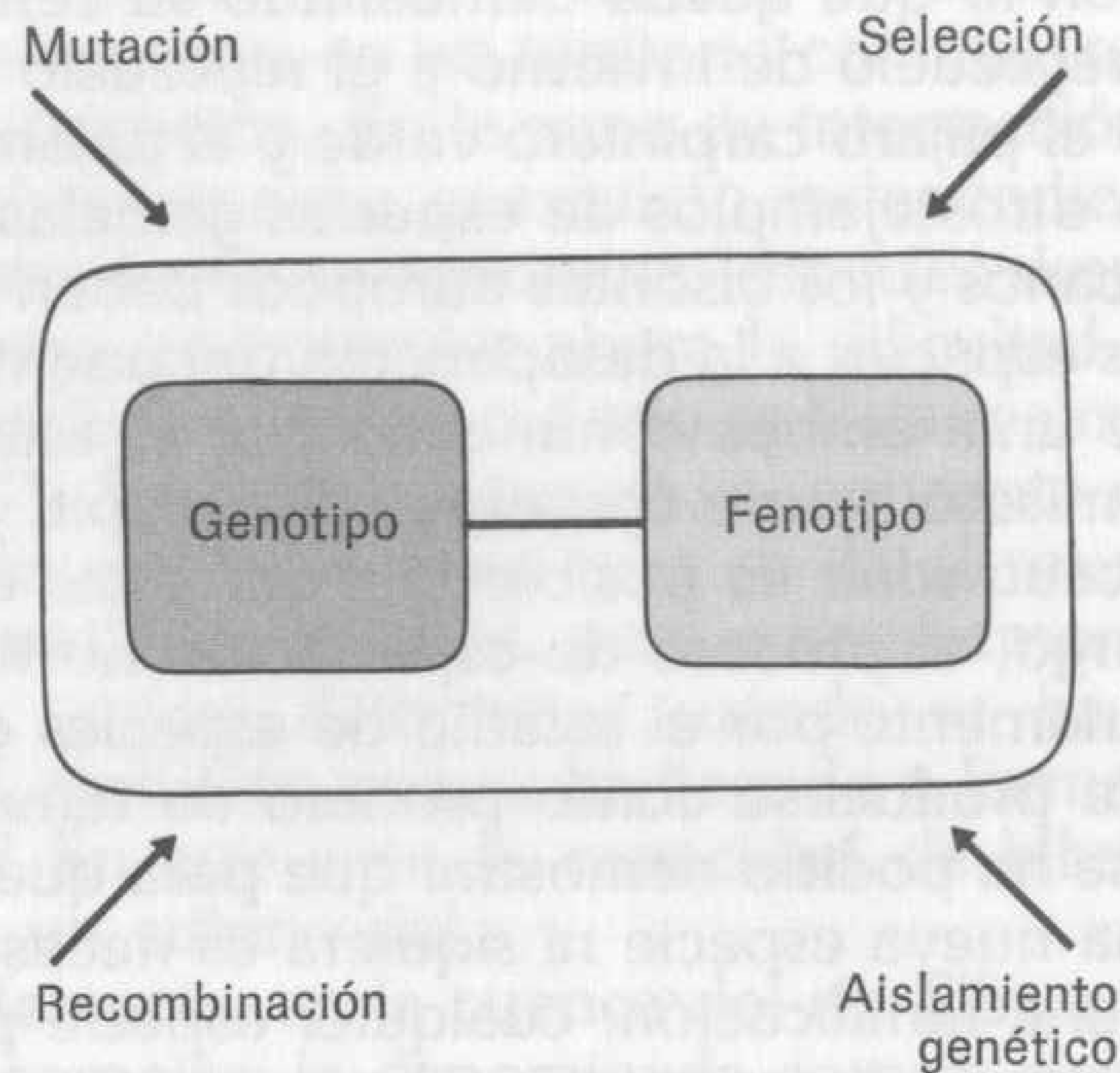


Fig. 4-18.

En las islas Canarias podemos encontrar dos especies de pinzones: el pinzón canario o del Teide y el pinzón común (véase pág. 186). El pinzón colonizó estas islas hace mucho tiempo y —"aislado" en ellas— evolucionó hasta convertirse en el actual pinzón canario. Cuando volvió a producirse, mucho más tarde, una nueva inmigración de pinzones europeos, los primeros colonizadores se habían desarrollado ya de manera tan diferente que no se produjo la hibridación entre los dos grupos. El problema ecológico que surgió a raíz de la competencia entre ambas especies quedó solucionado —como hemos señalado anteriormente— mediante la ocupación de dos nichos diferentes: los bosques de coníferas y los bosques de árboles planifolios.

En condiciones naturales normales los miembros de diferentes especies no se hibridan entre sí. Éste es un criterio muy importante a la hora de definir lo que es una especie; si fuera de otro modo, sería imposible que se conservaran los caracteres peculiares de cada especie.

Desde esta perspectiva puede comprenderse por qué durante el proceso de especiación se desarrollan ciertos caracteres biológicos que imposibilitan o hacen muy improbable el cruzamiento con poblaciones extrañas. Estos dispositivos biológicos se denominan "mecanismos de aislamiento". *La formación de una nueva especie se caracteriza por la adquisición de mecanismos de aislamiento.*

La importancia que tienen estos mecanismos puede verse simplemente en la gran variedad de recursos que emplea la naturaleza con este fin*. *La esterilidad de los híbridos* es un buen ejemplo de ello; aparte de que hay que tener en cuenta que esta clase de cruzamiento no suele darse en la naturaleza. También suele ocurrir que los híbridos son menos aptos para sobrevivir que los individuos pertenecientes a una especie pura.

Uno de los mecanismos más interesantes es el aislamiento estacional, que se basa en las diferentes épocas de fecundación de las especies. Así, por ejemplo, el castaño de Indias común florece generalmente unos 14 días antes que el castaño de Indias rojo, y algo parecido ocurre con el tilo de verano y el tilo de invierno. Una especie de pinos del sur de California alcanza el período de madurez del polen y de la fecundación en febrero/marzo, mientras que otra especie que se da en el norte tiene su floración en los meses de abril y mayo. En las zonas donde se da una intersección de sus respectivos hábitats, esta diferencia impide la hibridación de las dos especies. En este caso concreto sabemos cómo llegó a darse la intersección del hábitat de estas dos especies: originalmente las dos espe-

* El aislamiento geográfico, es decir, espacial, no debe ser considerado como "mecanismo" de aislamiento, puesto que en este caso los factores que impiden la hibridación son exógenos. Los mecanismos de aislamiento actúan a partir de los propios medios del individuo, impidiendo la hibridación —o al menos restringiéndola— cuando dos poblaciones distintas ocupan un mismo biotopo.

cies se desarrollaron por separado; es decir, de forma "alopátrica", adaptándose cada una a las condiciones climáticas existentes. Posteriormente, al irse extendiendo la especie nórdica hacia el sur a lo largo de la cordillera, y la especie del sur a lo largo de los territorios más cálidos hacia el norte, llegaron a hacerse parcialmente "simpátricas", llegando por último a encontrarse, produciéndose una intersección de sus hábitats.

En el norte de Europa el saúco rojo florece uno o dos meses antes que el saúco negro*; sin embargo, es posible cruzar las dos especies artificialmente. El hábitat de la rana esculenta de Europa Central intersecciona hacia el este y hacia el oeste con los hábitats de dos diferentes razas de rana de mar. En estas zonas "simpátricas" no se produce una hibridación debido a que la rana de mar desova aproximadamente tres semanas antes que la rana esculenta. Sin embargo, este mecanismo de aislamiento deja de funcionar cuando se producen alteraciones climáticas pronunciadas; lo que viene a demostrar que este desfase constituye aquí la única barrera para la hibridación. Por lo general, el aislamiento estacional no resulta muy eficaz, y en la mayoría de los casos suele ir unido a otros mecanismos de aislamiento. Así, las larvas de una mariposa perteneciente al género *Ephestia* salen muy pronto de los huevos y se alimentan de las hojas del madroño, mientras que las larvas de otra especie pertenecientes al mismo género salen más tarde de los huevos y se alimentan de hojas de artemisa. Al aislamiento por desfase temporal se le suma el *aislamiento ecológico* debido a una alimentación diferente. En cautividad es posible cruzar ambas especies. También a través de diferentes comportamientos —sobre todo en la época de celo— pueden mantenerse aisladas unas especies de otras. Esto es lo que se denomina *aislamiento etológico*. La diferente manera de croar que tienen las distintas especies de ranas y sapos puede servirnos de ejemplo (así como el canto de los grillos, el chirrido de los saltamontes y langostas, o las señales luminosas de las luciérnagas). Aunque el ánade y el pato común pueden encontrarse a menudo en las mismas aguas, cuando viven en libertad es muy raro que se apareen y se hibriden, debido a sus diferentes costumbres de celo e incubación; en cambio, en cautividad pueden cruzarse estas dos especies sin mucha dificultad.

El reclamo mediante la emisión de sustancias olorosas (feromonas) y los estímulos acústicos y ópticos empleados por las diferentes especies son también sistemas para impedir la hibridación. Ejemplos de este tipo de mecanismos-estímulo son el despliegue de la cola del pavo real y los diferentes cantos del reyezuelo sencillo y del reyezuelo listado, del agateador común y el agateador norteño, o de las diferentes especies de curruca*.

El aislamiento estacional y la distribución en diferentes biotopos hace que las diferentes especies de un mismo género ni siquiera lleguen a encontrarse. El aislamiento etológico imposibilita casi por completo el apareamiento de individuos de diferentes especies.

Por último, el aislamiento mecánico, mediante una gran diferenciación en la constitución de los órganos sexuales de las distintas especies, hace prácticamente imposible la cópula, si bien la importancia de este mecanismo es secundaria. De manera análoga funcionan las diferencias que presentan las flores en su constitución, puesto que exigen diferentes tipos de polinizadores que se adecuan a los diferentes tipos de flores. La asiduidad de algunos insectos a determinadas flores parece estar vinculada a este fenómeno.

* El saúco rojo *(Sambucus racemosa)*, con bayas rojas y meollo de color castaño, florece entre abril y mayo. El saúco negro *(Sambucus nigra)*, con bayas negras y meollo blanco, florece en junio y julio.

* Puesto que estas especies se diferencian muy poco en su aspecto externo, la diferencia de sus cantos adquiere una especial importancia.

¿Puede, entonces, llegar a formarse una nueva especie sin que se produzca una separación propiamente dicha? Hasta ahora hemos llegado a establecer que el aislamiento geográfico —es decir, espacial— conduce a desarrollos divergentes de las especies. En esta separación lo más importante es el establecimiento de barreras que impidan el cruzamiento, de forma que se interrumpa el flujo genético entre las poblaciones que se han separado. La evolución de cada grupo toma después diferentes direcciones, formándose finalmente especies diferentes que quedan protegidas de una posterior fusión genética mediante mecanismos de aislamiento.

La cuestión es: ¿puede llegar a darse el proceso de especiación sin una previa separación espacial? ¿Es posible que dentro de una misma población se desarrollen procesos que lleguen a establecer barreras a la reproducción y que den lugar a un aislamiento genético? En resumen: ¿puede producirse una especiación simpátrica?* Algunas observaciones parecen confirmar esta posibilidad. Así, por ejemplo, en el lago Garda viven dos especies diferentes de truchas**: una de ellas desova de octubre a diciembre en las aguas someras de los ríos afluentes; la otra especie desova dos veces al año, en junio y diciembre, en las grandes profundidades del lago. La existencia de especies gemelas se ha interpretado mediante la tesis anteriormente expuesta: que se han desarrollado a partir de una única especie inicial. Un caso similar sería el de los piojos de la cabeza y los de la ropa***, que se distribuyen en dos biotopos diferentes de la superficie del cuerpo humano.

La mariposa blanca americana, *Colia*, muy parecida a la que en Europa denominamos *Postillion*, nos sugiere la manera en que ha podido desarrollarse el proceso de especiación. Las hembras de *Colia* son amarillas; sin embargo, por mutación, se produjeron también hembras blancas, que preferían temperaturas más bajas, y eran generalmente más capaces de sobrevivir que las amarillas.

Pronto se pudo observar que las mariposas blancas tendían a volar por la mañana temprano y hacia el anochecer; en cambio, las amarillas solían hacerlo en las horas de más calor. De este modo puede haberse llegado a producir un aislamiento genético de ambas "variedades", lo que, en opinión de algunos investigadores, conduce finalmente a la formación de dos especies independientes*.

Aunque esta hipótesis parece bastante convincente, encierra un alto grado de incertidumbre y especulación científicas. El hecho es que actualmente los investigadores de la evolución no están de acuerdo en cuanto a la efectividad o —lo que es más— en cuanto a la existencia del mecanismo que acabamos de describir. Más bien existen grandes objeciones a la hipótesis de la especiación simpátrica a partir de una sola población. Hay buenas razones para suponer que el aislamiento espacial es una condición necesaria para que se desarrolle la evolución divergente de una población. Los científicos que defienden esta teoría argumentan** del siguiente modo: entre los diferentes *demos* de una población se da un constante y recíproco intercambio genético. Tal intercambio es el responsable de la cohesión genética de la población. El intercambio genético impide que puedan desarrollarse "extravagancias" en poblaciones parciales, puesto que fomenta un patrimonio genético "medio" común. Además puede calcularse que la influencia del continuo aporte genético procedente de otras partes de la población es de cien a mil veces más fuerte que la innovación que puede producirse

* Más adelante hablaremos de una importante excepción (pág. 223 y ss.).
** *Salmo lacustris* y *Salmo carpio*.
*** Actualmente son consideradas como subespecies o, incluso, como razas.

* Este fenómeno se conoce también en otras especies de mariposas, como por ejemplo en la esfinge de la grosella.
** Entre ellos están los científicos americanos Emst Mayr y G. Ledyard Stebbins.

por las mutaciones dentro de un *demos* determinado. Esto quiere decir que sólo durante un período de aislamiento espacial el patrimonio genético de una población, o de un *demos*, puede llegar a convertirse en un nuevo conjunto genético. Por tanto, ni la constante lluvia de mutaciones que experimenta una población, ni el continuo "pulido" de la selección natural, impulsan la evolución si estos fenómenos no se producen en un estado de aislamiento espacial.

Desde una perspectiva general el proceso de la evolución puede considerarse de la siguiente manera.

En principio, el entorno óptimo de una especie suele estar situado en el centro de su hábitat. Cuanto más lejos nos situemos de este centro y más cerca estemos de los límites del hábitat, más se apartarán las condiciones del entorno de lo que sería la situación óptima para la especie, hasta llegar al punto en el cual las condiciones son tan diferentes que la especie no puede seguir propagándose. Dentro del área de propagación, las poblaciones parciales han de establecer un compromiso entre la adaptación a las condiciones locales de su entorno y el constante flujo de genes del centro del patrimonio genético, que sólo se adapta hasta cierto punto a dichas condiciones locales. Por tanto, en las poblaciones que habitan en las zonas limítrofes de un hábitat se da un continuo proceso de adaptación —mediante las mutaciones y la presión selectiva que impone el entorno— en combinación con la influencia estabilizadora del flujo genético del centro, que empuja de nuevo hacia el "promedio" común a toda la especie. Desde este punto de vista, el límite del hábitat de una especie, o de una población determinada, representa el "empate" entre la tendencia a una adaptación ecológica al entorno local y la fuerza del intercambio genético dentro del hábitat común.

Sin embargo, si una población de las zonas limítrofes queda aislada genéticamente —y esto sólo puede ocurrir por la interposición de barreras espaciales, o sea, geográ-

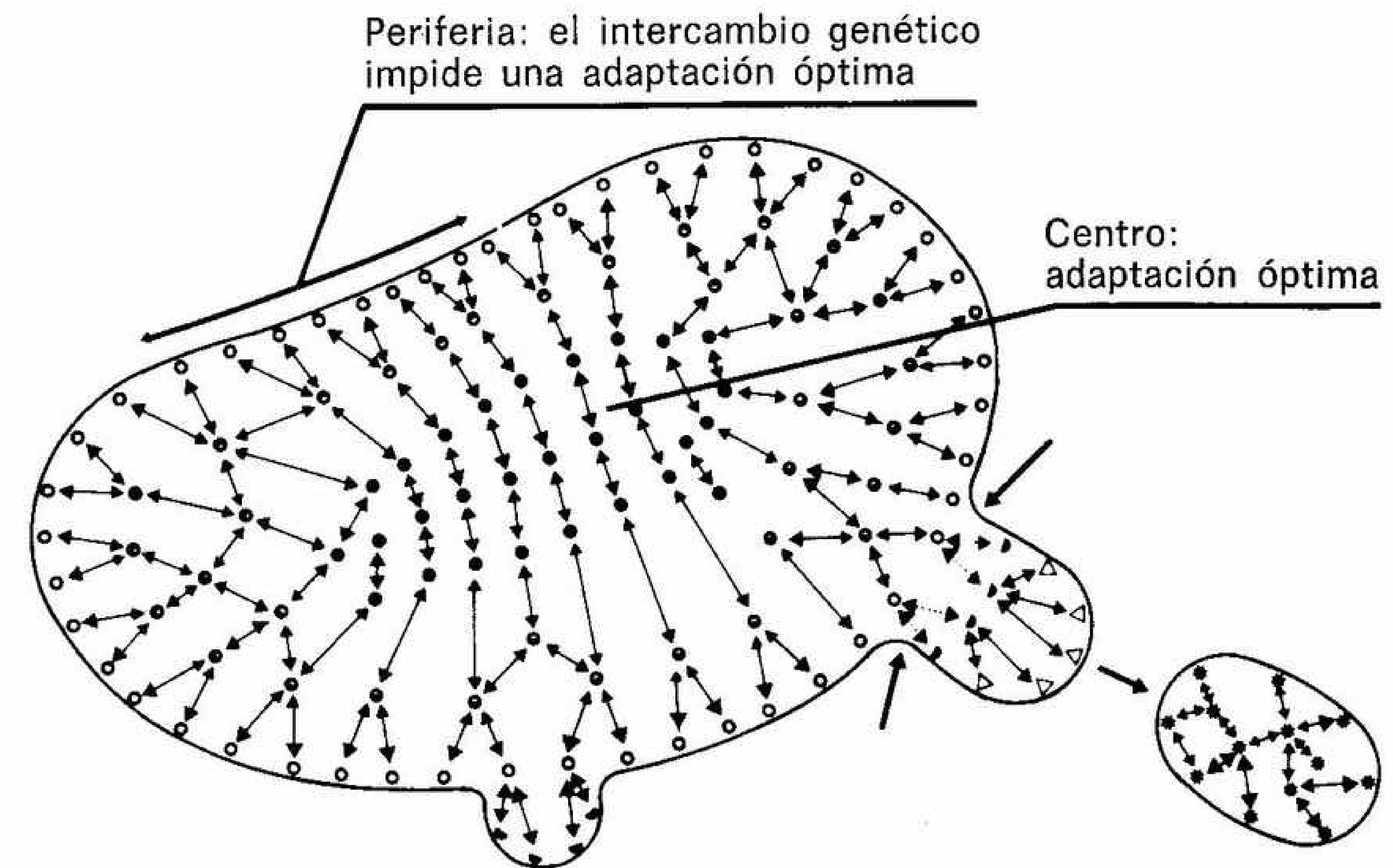


Fig. 4-19. Representación esquemática de especiación por la separación de un *demos* causada por aislamiento genético. En la periferia de la población original existe una tendencia a compensar los intentos de adaptación por mutación y recombinación mediante el intercambio génico con el resto de la población, a no ser que se produzca un aislamiento genético.

ficas—, queda liberada del freno que le imponía el patrimonio genético común, y puede proceder a una adaptación óptima a las condiciones de su medio ambiente local. Esto puede llevar también a un cambio de nicho ecológico y, con ello, a la formación de una nueva especie.

Bajo este nuevo enfoque, ¿cómo podríamos interpretar los ejemplos mencionados anteriormente: las truchas del lago Garda, los piojos o las mariposas americanas?

Presumiblemente, el lago Garda estaría en un principio habitado por una sola especie de truchas, hasta que —tras la desaparición de alguna barrera geográfica— fuera posteriormente colonizado por la segunda especie*.

* Compárese con el ejemplo de los pinzones que se explica en la pág. 230 y ss.

Del mismo modo, es posible que los piojos de la ropa fueran una especie que se desarrollara donde había seres humanos que utilizaran una abundante vestimenta —como, por ejemplo, los esquimales—, mientras que el piojo de la cabeza se desarrollaría en los lugares donde había razas que emplearan poca ropa. Sólo cuando diferentes tribus humanas entraron en contacto e intercambiaron sus parásitos se produciría la infestación por ambos tipos de piojos. Según este punto de vista, la mariposa americana denominada *Colia* no podrá llegar a formar otra especie a no ser que se produzca —al menos por cierto espacio de tiempo y en algún lugar determinado— un aislamiento espacial.

Tampoco resulta fácil determinar cómo se desarrollarán los mecanismos de aislamiento, que tanta importancia tienen para cualquier proceso de especiación. A pesar de esto, los "evolucionistas" más destacados se muestran de acuerdo en afirmar que estos mecanismos surgen en principio como subproductos del proceso de divergencia genética y que, una vez establecidos, pueden verse reforzados por el proceso de selección natural.

A partir de esto nos será más fácil comprender el fenómeno denominado *intensificación de los contrastes*. Un ejemplo: dos especies de trepatroncos, una del sur de Europa y otra del suroeste de Asia, son tan parecidas que resulta difícil distinguirlas entre sí. Sin embargo, en la zona de intersección de sus respectivos hábitats —es decir, allí donde constituyen especies simpátricas— se diferencian ostensiblemente tanto en el trazado de las líneas negras de sus ojos, como en la configuración de sus picos. Es evidente la funcionalidad de estos contrastes: sólo en la zona de intersección existe el peligro de hibridación, y es precisamente allí donde la presión selectiva fomenta la manifestación de diferencias entre las dos especies. Fenómenos similares pueden observarse en relación al canto de ciertos pájaros y grillos.

A partir de estas observaciones podemos interpretar

otro curioso fenómeno. En las islas donde sólo se da una especie de pato, los machos, en lugar de vestirse con plumas de vistoso colorido, presentan un plumaje sencillo, similar al de las hembras. Así ocurre, por ejemplo, con los ánades silvestres de Hawai, con los patos de las islas Kerguelen y con las cercetas o gallinetas de algunas islas de Chile. Estas especies pueden "permitirse" prescindir de sus llamativos distintivos ya que, al ser la única especie de pato que habita en las islas, no hay peligro de confusión. En tales casos la selección ha "vestido" a machos y hembras con un mismo y modesto atuendo.

FORMACIÓN DE UNA NUEVA ESPECIE DE LA NOCHE A LA MAÑANA: LAS MUTACIONES GENÓMICAS

Hace ya alrededor de cincuenta años, el genetista ruso G. D. Karpetschenko realizó el experimento de cruzar plantas de diferente especie: rábanos y coles*. Según la definición de especie, tal cosa no debería ser posible. Sin embargo, de 202 plantas fecundadas por polinización cruzada, Karpetschenko obtuvo 123 híbridos en la generación F_1; eso sí: casi todas resultaron estériles, lo que venía a demostrar su procedencia de padres de especies distintas. Sólo unas cuantas llegaron a producir semillas, aunque en cantidades muy pequeñas que no pasaban de diez semillas por planta. Pero de las pocas semillas que se obtuvieron se desarrollaron plantas de un nuevo tipo, parecidas a sus padres en algunos caracteres, y con rasgos intermedios en otros.

Lo más importante era que estas nuevas plantas no sólo resultaron fértiles, sino que al ser cruzadas entre sí no dieron lugar a ningún otro desdoblamiento, y se comportaron

* *Raphanus sativus* y *Brassica oleracea*.

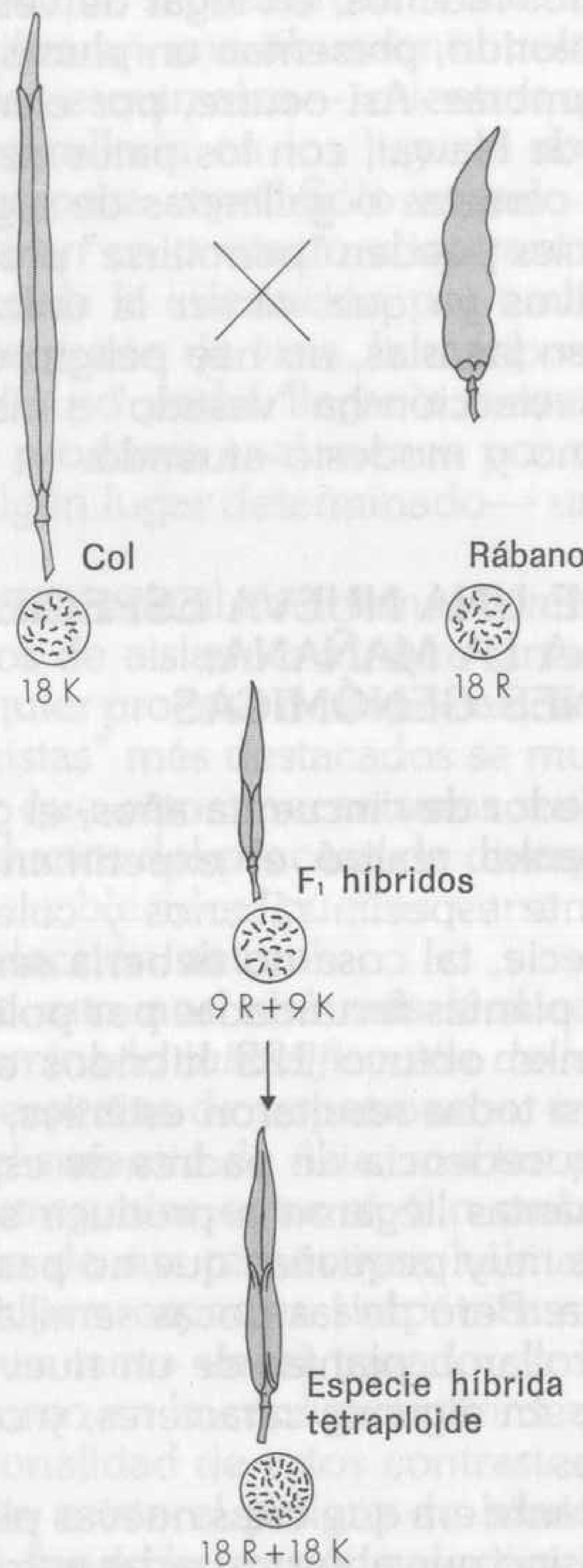


Fig. 4-20. Cruzamiento efectuado para "producir" la especie híbrida denominada *Raphanobrassica*. Bajo los frutos se representan las correspondientes distribuciones de cromosomas (R = cromosomas del rábano; K = cromosomas de la col). Más explicaciones en el texto.

como individuos homocigóticos. Al efectuarse retrocruzamientos con rábanos y coles se obtuvieron tan sólo híbridos estériles. Con ello se cumplían los requisitos que debe satisfacer una especie. ¡Karpetschenko había logrado crear de golpe una nueva especie! Debido a la denominación de las plantas padres, esta especie fue bautizada con el nombre de *Raphanobrassica*.

Pero, ¿cómo era posible? Pues bien, el estudio de los respectivos cromosomas —y recordaremos que pueden reconocerse por sus formas peculiares— ha permitido aclarar este caso.

Ambas especies paternas poseen $2n = 18$ cromosomas. Cada una de sus células sexuales tiene, por tanto, $n = 9$ cromosomas; así pues, los híbridos de la generación F_1 tendrán $2n = 18$ cromosomas: 9 que proceden del rábano y 9 que proceden de la col. Estos cromosomas han de formar pares homólogos y, puesto que no lo son, la meiosis se produce con dificultad: los cromosomas no llegan a formar parejas y se dividen al azar, formando células que tienen entre 6 y 12 cromosomas. Si se llega a producir la unión de dos de estas células reproductoras, las incompatibilidades que surgen entre los cromosomas que se han combinado tienen como consecuencia que estos híbridos de la generación F_1 no sean capaces de producir semillas; es decir, que sean estériles.

Sin embargo, hay algunos casos aislados en los que la meiosis de los híbridos de la generación F_1 se desarrolla de un modo diferente. En el proceso de maduración de los granos de polen pudo observarse que no se llegaba a producir la primera división meiótica en la que, normalmente, el número de cromosomas queda reducido a la mitad: los 18 cromosomas —9 del rábano y 9 de la col— permanecían juntos, y en la segunda división meiótica daban lugar a dos granos de polen cada uno con 18 cromosomas. Naturalmente, esto puede ocurrir también en el proceso de formación de los óvulos. Los híbridos de la generación F_2 tenían 36 cromosomas: 18 del rábano y 18

de la col. Eran, por tanto, tetraploides, y precisamente por esto podían efectuar una meiosis normal, puesto que los 2×9 cromosomas de la col formaban ahora parejas de cromosomas y homólogos. Éste es el motivo de que los híbridos sean fértiles y de que generen individuos homocigóticos, que no dan lugar a otras combinaciones de caracteres al ser cruzados entre sí*. Por otra parte, el retrocruzamiento con uno de los padres conduce siempre a una triploidía, por lo que los híbridos resultantes son estériles.

Sin duda Karpetschenko había producido una nueva especie, y no hay nada de artificial en su experimento: los mismos procesos podrían darse en la naturaleza sin intervención del hombre. En este caso hablaríamos de *alopoliploidía***.

De hecho, ha podido comprobarse que los *shocks* causados por exceso de calor o frío pueden aumentar la tendencia de las plantas a la alopoliploidía***. Científicos americanos llegaron a obtener la planta del algodón con 52 cromosomas a partir del cruzamiento de plantas de algodón silvestres de América y Asia —cada una de las cuales tiene $2n = 26$ cromosomas—, y nadie duda de que esta planta de cultivo se ha producido originalmente en la naturaleza de modo similar. El genetista sueco Arne Münzing cruzó *Galeopsis speciosa*, una especie de labiada que contiene 16 cromosomas, con *Galeopsis pubescens*, también con 16 cromosomas, y obtuvo *Galeopsis tetrahit* de cultivo "artificial" portadora de 32 cromosomas, que era conocida ya hace mucho tiempo como una especie natural. La especie artificial pudo ser fácilmente cruzada con la especie de cultivo, y sus descendientes fueron fértiles, lo que no ocurría al cruzarla con las dos especies padres. De este modo se consiguió por primera vez reproducir en un experimento el proceso de la formación de una nueva especie. Esto ya es algo más que asomarse al espectáculo de la evolución.

* Puesto que los cromosomas del rábano y de la col no se emparejan en la meiosis, no se dan las condiciones necesarias para que pueda producirse una segregación y recombinación según las leyes de Mendel.

** Del griego *allos*, diferente, y *polyploos*, múltiple.

*** Desde hace algún tiempo, los cultivadores utilizan la colquicina, veneno que se extrae de los cólquidos, para inducir una poliploidía. Para ello impregnan con esta sustancia las puntas de las yemas, los capullos y las semillas.

Estudiando cuidadosamente los cromosomas es posible explicar la formación de la mayoría de las especies de cultivo que conocemos actualmente. Así, por ejemplo, el ciruelo de nuestras huertas (con 48 cromosomas) desciende de un cruce entre el ciruelo de Anatolia —o ciruelo-cerezo— (con 16 cromosomas) y el ciruelo silvestre (32 cromosomas), en el que se da la alopoliploidía. Uno de los estudios de cromosomas más interesantes es el que sigue desde sus orígenes el proceso de formación de una de las especies de trigo cultivadas actualmente.

La especiación por poliploidía puede producirse de un modo todavía más sencillo. El número de cromosomas de una especie puede duplicarse algunas veces —por ejemplo, en el proceso de germinación de la semilla—, dando lugar al surgimiento de una nueva planta tetraploide, sin que sea necesario un cruzamiento previo. A este proceso se le denomina autopoliploidía. La figura 4-21 nos muestra lo que ocurriría en este caso si efectuamos un retrocruzamiento con un individuo de la especie original; las letras mayúsculas representan los cromosomas.

Aunque se producen híbridos, éstos son triploides y no pueden efectuar normalmente la meiosis, por tanto son estériles*. Así, *mediante la duplicación del número de cromosomas se crea repentinamente un mecanismo de aislamiento* que hace posible que se conserve la nueva forma poliploide. Naturalmente, esto ocurre también en los casos anteriormente descritos de formación de una nueva especie por alopoliploidía.

* Los agricultores favorecen el cultivo de especies triploides (como, por ejemplo, perales, limoneros, plátanos, sandías), ya que sus frutos carecen de semillas.

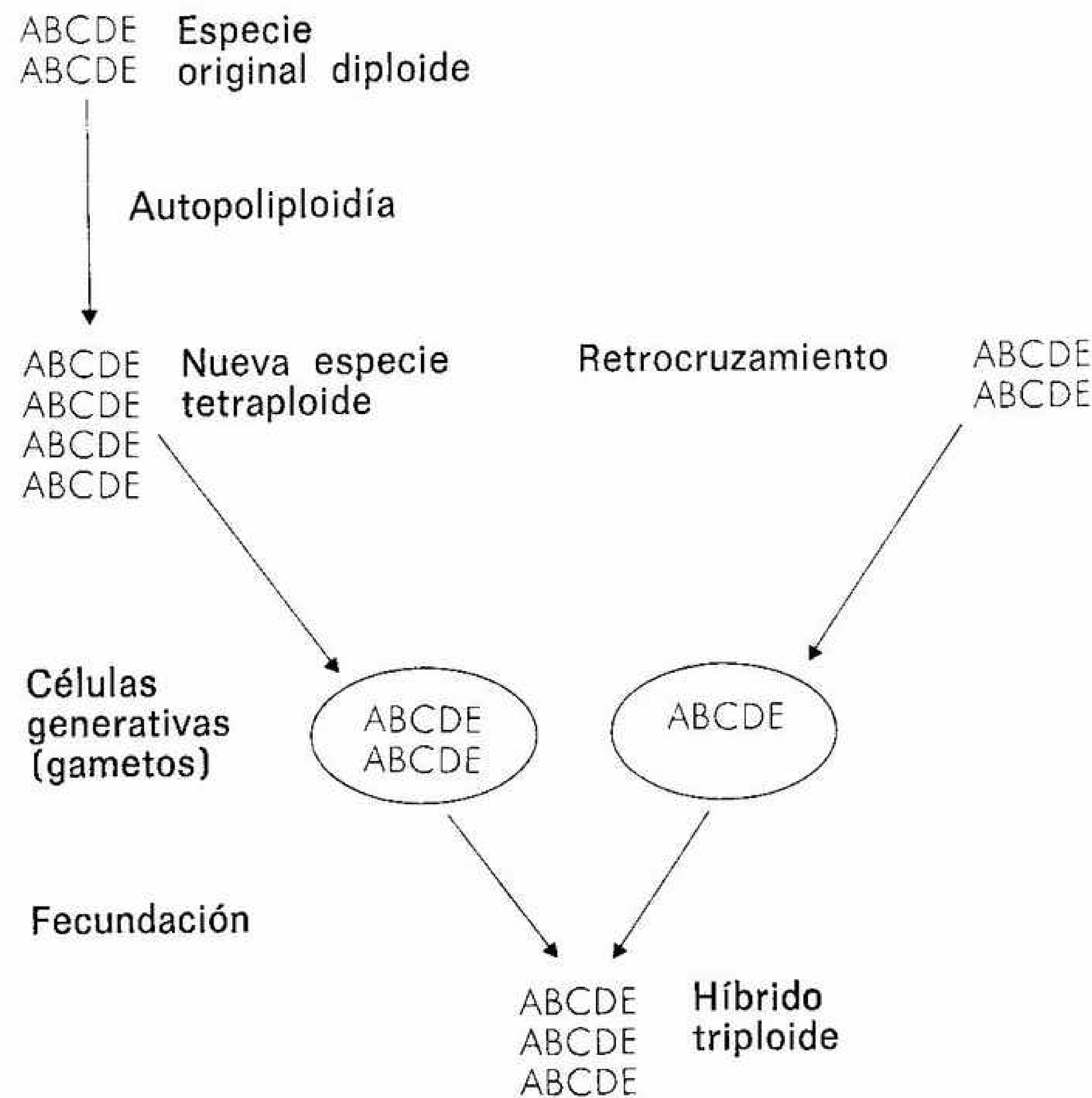


Fig. 4-21. Esquema de la formación de una nueva especie por autopoliploidía. Explicaciones en el texto.

Existen numerosos ejemplos de formación de nuevas especies por autopoliploidía: las prímulas o primaveras chinas, el jacinto de jardín, las rosáceas, las fresas, la vid, las frambuesas, varios tipos de cereales, el trébol rojo y el pepino, son algunos de ellos.

Resumiendo: la poliploidía, es decir, la alteración del número de cromosomas, es también un fenómeno mutativo y, por tanto, forma parte de la materia prima de la evolución. Hemos conocido así el tercer tipo de mutaciones: las genómicas. En este caso los cromosomas propiamente dichos no sufren alteraciones, pero se reagrupan

en los nuevos núcleos en un número diferente; es decir, que se altera su cantidad.

La especiación por poliploidía, ya sea por autopoliploidía o por hibridación y alopoliploidía, no sólo conduce a una rápida alteración de la especie, sino que *es el único mecanismo conocido hasta el momento del que se ha podido comprobar con seguridad que origina una especiación simpátrica*. La base de este fenómeno es el repentino desarrollo de mecanismos de aislamiento por poliploidía, lo que garantiza el aislamiento genético necesario para que pueda producirse un desarrollo independiente. Contrariamente a lo que ocurre en el proceso de especiación alopátrica, que se inicia con la separación de una población más o menos numerosa, la especiación simpátrica por poliploidía comienza generalmente en individuos aislados.

Hasta ahora sólo hemos mencionado el fenómeno de la poliploidía en relación con las plantas. ¿Es que este fenómeno no se da entre los animales? Lo cierto es que dentro del reino animal sólo se ha observado en muy raros casos y su importancia respecto a la formación de nuevas especies es tan escasa que no merece la pena detenerse a considerarlo. Podemos decir, por tanto, que la formación simpátrica de nuevas especies se limita prácticamente al reino vegetal.

Hay una pregunta que planteamos al comenzar este capítulo que todavía no ha sido contestada: ¿a qué se debe que la mayoría de las mutaciones que surgen hoy en día tengan efectos negativos?

Los genotipos de los seres vivos actuales son el resultado de un proceso evolutivo que ha ido desarrollándose a lo largo de millones y millones de años. Podemos asegurar que durante todo ese tiempo la naturaleza ha ido seleccionando genes y combinaciones génicas que permitían una óptima adaptación a las condiciones ambientales existentes en cada momento. Los genotipos que existen actualmente materializan una óptima adaptación a los di-

ferentes entornos. Cualquier cambio que se produzca en una situación óptima tenderá generalmente a empeorarla; sólo en algunos casos supondrá una mejora. Una vez hemos llegado a la cima de una montaña empezará el descenso. Éste, precisamente, es el motivo de que las mutaciones suelan tener efectos negativos. Sin embargo, también hay que tener en cuenta que el propio medio se halla sometido a constantes cambios, y que de vez en cuando puede darse una mutación que "encaja" mejor que el gen que existía antiguamente. La evolución sigue avanzando constantemente...

LOS PINZONES DE DARWIN

«Uno tiene la impresión de que de un número inicial reducido de especies de aves en este archipiélago se hubiera tomado una a la que se hubiera hecho transformarse en todas las direcciones posibles.»

De esta manera nos describe Darwin su primera impresión sobre la gran variedad, a la vez que similaridad, que presentaban los pinzones de las islas Galápagos, en una época en que todavía no habían sido bautizadas. La cita nos revela que Darwin ya se hallaba a la búsqueda de una explicación.

En el archipiélago de las Galápagos viven 13 especies de pinzones. Hay especies que se alimentan de bayas, otras comen semillas y otras son insectívoras. Algunas especies viven sobre el suelo y otras en los árboles. Sus diferentes modos de vida, sobre todo en lo que se refiere a sus costumbres alimentarias, se reflejan externamente en la forma y características de sus picos: desde el pico robusto y cónico del pinzón que se alimenta de semillas duras, hasta el pequeño pico del pinzón cantor que se alimenta de insectos. Sin lugar a dudas los pinzones ocupan en estas islas una serie de nichos ecológicos; incluso el nicho que correspondería al pájaro carpintero —que no habita en el archipiélago— ha sido ocupado por una curiosa especie de pinzón: el "pinzón carpintero", que, al carecer del largo pico cincelado y de la larga lengua barbada del verdadero carpintero, utiliza púas y espinas de los cactos para hurgar y ensartar las larvas y gusanos que se ocultan en las cortezas de los árboles.

Originalmente los pinzones se alimentaban de semillas. Darwin se preguntaba, por tanto, por qué algunas especies que poblaban las islas Galápagos se habían vuelto insectívoras. Resulta notable el hecho de que en estas islas no existe ninguna otra especie de pájaro insectívoro; por lo que los pinzones no encontraron competencia en este aspecto. Parece ser, pues, que los pinzones del archipiélago se especializaron en los diferentes "oficios" de comedores de semillas e insectívoros.

Las islas Galápagos se formaron al emerger del océano tras la erupción de volcanes submarinos a unos mil kilómetros de tierra firme. ¿Qué ocurrió entonces en las islas?, se preguntaba Darwin. La respuesta que parecía imponerse fue lo que impulsó a Darwin a estudiar e investigar intensivamente la evolución de plantas y animales.

Las islas volcánicas, a las que se bautizaría con el nombre de islas Galápagos, eran originalmente islas de lava desiertas y vacías. Las aves marinas comenzaron a visitar estas islas, y sus excrementos —el guano— sirvieron para abonar el suelo*. El viento arrastraría hasta allí esporas de helechos y semillas provistas de vilanos de plantas compuestas; las propias aves transportarían otras semillas aferradas a su plumaje. Todavía actualmente una de las especies del archipiélago es la escalesia, planta de la familia de las compuestas con apariencia de árbol. También arribarían a las islas musgos y líquenes, probablemente transportados por maderas que arrastraba la corriente; de

* Excrementos endurecidos de pájaros marinos que contienen un alto grado de nitrógeno y fosfatos.

modo parecido llegarían algunas especies de caracoles, arañas e insectos. Posteriormente llegaron aves pequeñas —y entre ellas los famosos pinzones—, posiblemente desviadas por alguna tormenta fuerte. Las aves que son capaces de recorrer grandes distancias también colonizaron las islas; así, por ejemplo, tenemos un águila ratonera de las Galápagos. También los murciélagos fueron capaces de realizar la travesía; otros animales, como las ratas y algunos reptiles, llegarían a la isla en los barcos que naufragaron en sus playas.

Quizá una sola pareja de pinzones —o una pequeña bandada— fue empujada desde el continente hasta las islas; de cualquier modo, estos primeros colonos se asentaron allí, alimentándose de semillas y bayas igual que en tierra firme. Y lo que es más importante: allí no existían enemigos de la especie ni se daba una competencia por los alimentos; además, existía una amplia oferta de nichos ecológicos muy diversos, sobre todo porque los insectos —que tampoco encontraron enemigos ni competencia— se habían reproducido masivamente. Los valles, las elevadas formaciones rocosas y los propios límites de las costas favorecieron la separación de poblaciones; de manera que cuando, tras una rápida proliferación, empezó a dejarse sentir la competencia por los alimentos, los pinzones se dividieron en pequeños grupos y se separaron unos de otros. Así, en aislamiento genético, comenzó un proceso de especialización que a su vez dio lugar a nuevos mecanismos de aislamiento. Algunos grupos de pinzones permanecieron en el suelo, y otros prefirieron alojarse en las ramas de los árboles; muchos de ellos se convirtieron en insectívoros, y algunos pocos llegaron incluso a utilizar púas de cactos para escarbar en las grietas y agujeros en busca de larvas. Ocasionalmente alguna pareja se atrevió a emprender el vuelo hacia una de las islas vecinas, convirtiéndose allí en "fundadora" de nuevas poblaciones que, con el tiempo, llegarían a constituir nuevas especies. Por sus características los archipiélagos favorecen la sepa-

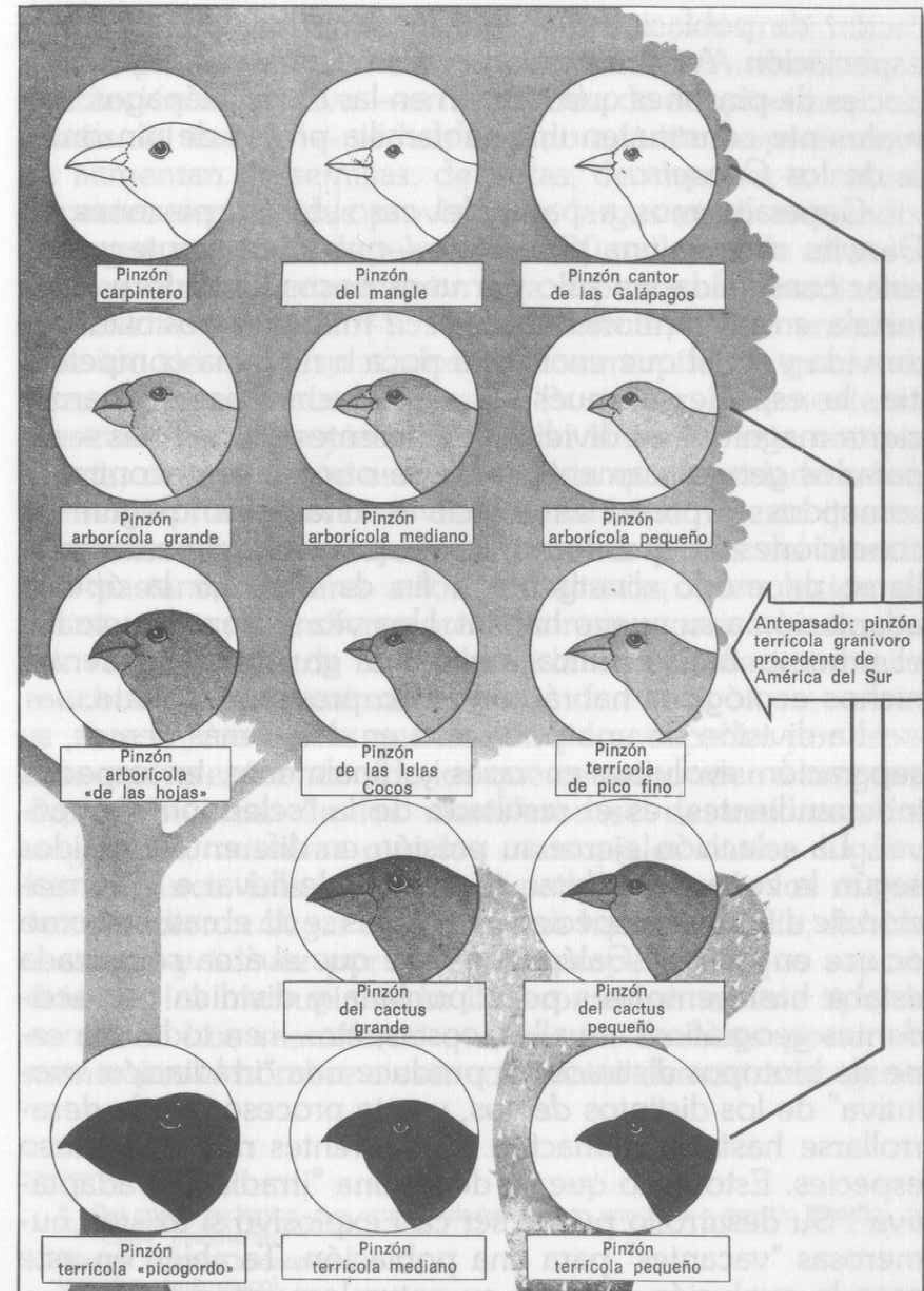


Fig. 4-22. Los pinzones de Darwin.

ración de poblaciones, condición imprescindible para la especiación. Así fue como llegaron a formarse las 13 especies de pinzones que habitan en las islas Galápagos. Actualmente constituyen una subfamilia propia de pinzones: la de los *Geospiza*.

Generalicemos a partir del caso de los pinzones de Darwin: cuando una población —que inicialmente puede estar constituida tan sólo por unos pocos fundadores— se instala en un territorio que ofrece múltiples posibilidades de vida y en el que encuentra poca o ninguna competencia, la especie, después de reproducirse hasta alcanzar cierta magnitud, se dividirá en diferentes grupos que —separados geográficamente unos de otros— se encontrarán sometidos a presiones selectivas diferentes. Según las condiciones de su entorno, los grupos tenderán a desarrollarse de modo divergente a fin de alcanzar la óptima adaptación a su nuevo hábitat. Una vez alcanzado este fin, el proceso de diversificación de los grupos en diferentes nichos ecológicos habrá concluido provisionalmente.

La división de una población en dos o más *demos*, su separación evolutiva en razas y, finalmente, en especies independientes, es el resultado de la "selección disruptiva". La selección ejerce su presión en diferentes sentidos según la zona del hábitat, y esto puede llevar a la formación de diferentes especies. Si además se da el caso —como ocurre en las islas Galápagos— de que el área colonizada estaba hasta entonces poco poblada y dividida por accidentes geográficos —valles, costas, etc.— en toda una serie de biotopos distintos, se produce una "irradiación evolutiva" de los distintos *demos*, y este proceso puede desarrollarse hasta la formación de diferentes razas o incluso especies. Esto es lo que se denomina "irradiación adaptativa". Su desarrollo puede ser casi explosivo si existen numerosas "vacantes" para una población. También en este caso la evolución muestra su naturaleza oportunista.

Con toda seguridad en las islas Hawai han debido desarrollarse fenómenos parecidos a los de las islas Galápagos. Allí, los drepanídidos, con 40 especies endémicas*, han experimentado una evolución similar. A través de la irradiación adaptativa —en el sentido de adaptación y "división del trabajo"— se han llegado a formar especies que se alimentan de semillas, de frutas, de insectos, e incluso especies nectarínidas provistas de largos picos arqueados y lengua en forma de tubo. Hace 80 millones de años los marsupiales experimentaron una espectacular irradiación durante el Cretácico**. Posteriormente, estos animales han ido siendo desplazados por los mamíferos, que, a su vez, experimentaron un desarrollo similar. Solamente en Australia los marsupiales se vieron libres de esta competencia, debido a que este continente quedó aislado relativamente pronto del resto de la tierra firme. Puesto que los nichos ecológicos que existen en otras partes del mundo son bastante similares a los australianos, la evolución de marsupiales y mamíferos presenta rasgos convergentes; tal convergencia queda reflejada en la manera de nombrar a muchos de estos animales.

Los únicos nichos que no han sido ocupados por especies equivalentes han sido los que corresponden a los grandes herbívoros: de los mamíferos se desarrollaron los ungulados, mientras que los marsupiales dieron lugar a los canguros. Los murciélagos procedentes de los mamíferos pudieron llegar en sus vuelos hasta Australia; debido a esto —y tal vez por la fuerte competencia que supondrían—, los marsupiales no llegaron a formar este tipo de ser vivo. Los mamíferos que fueron llevados posteriormente por el hombre a este continente demostraron gene-

---

* Del griego *endémico*, que ocurre aisladamente en una zona o espacio limitado.
** Clase: mamíferos.
Primera subclase: monotremas
(equidna, ornitorrinco).
Segunda subclase: marsupiales.
(Después de nacer, los diminutos embriones pasan un período de gestación en la bolsa de la madre, hasta convertirse en crías propiamente dichas.)
Tercera subclase: placentarios (mamíferos superiores).

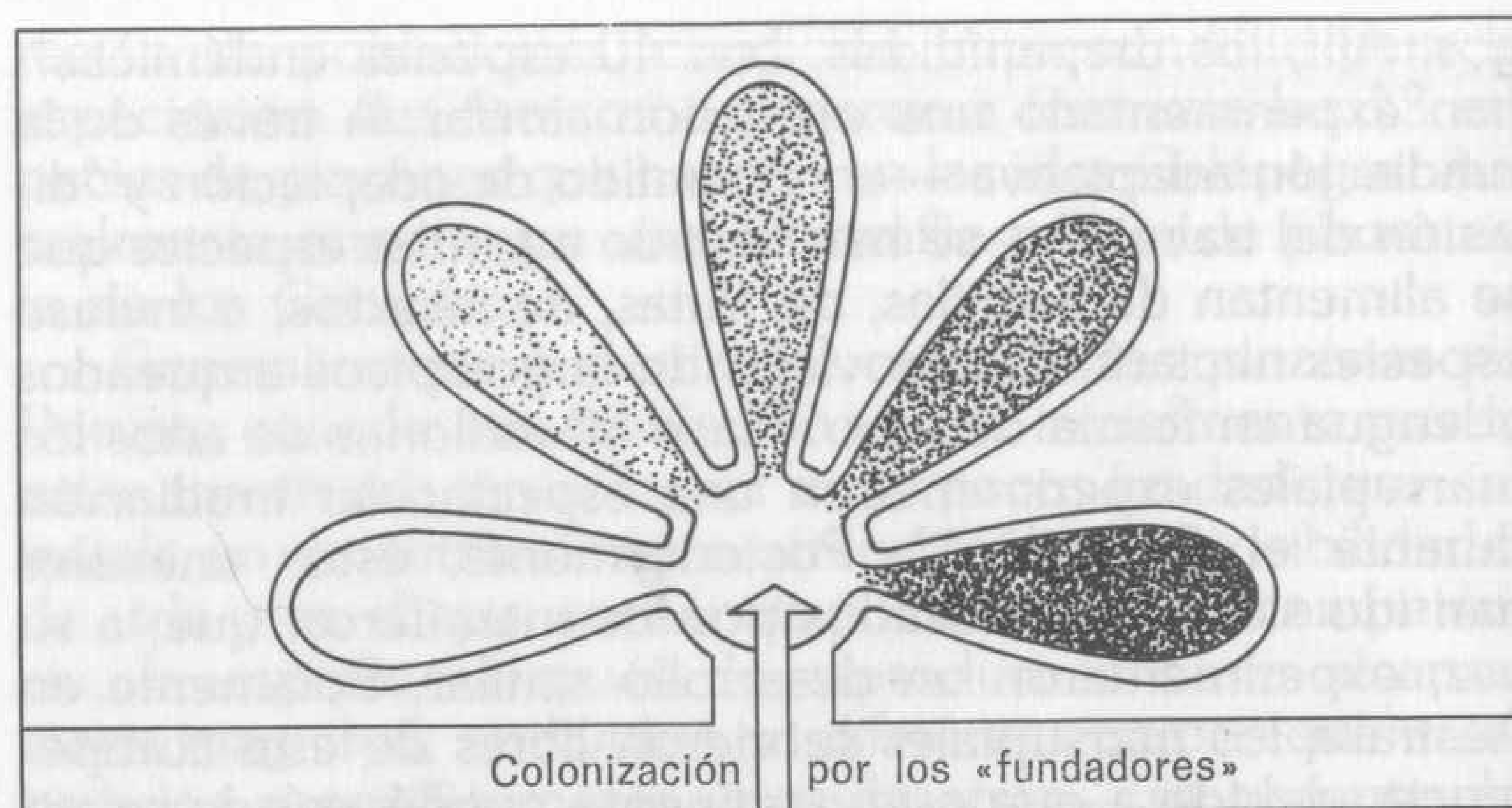


Fig. 4-23. Esquema de una irradiación adaptativa.

ralmente su superioridad sobre los marsupiales. El dingo es uno de los ejemplos más conocidos*.

En un medio ambiente que experimenta constantes cambios —por ejemplo, cuando un bosque va convirtiéndose gradualmente en estepa— puede ocurrir que el proceso evolutivo de algunos seres vivos no "siga el paso" de los cambios ecológicos. A veces el proceso de alteración de un biotopo determinado se adelanta al proceso de adaptación de los organismos. En este caso y bajo ciertas condiciones puede ser que el desarrollo de las especies se produzca a "empujones"; lo que puede tener como consecuencia que se produzca también una irradiación adaptativa. Este tipo de fenómeno se ha dado al menos tres veces en la historia de la evolución del caballo. La primera vez ocurrió a principios del Mioceno, cuando finalizaba la época de los caballos que se alimentaban de follaje. La

* El dingo es un animal que desciende del perro doméstico. Fue introducido en Australia por los primeros colonizadores. Al principio se dedicó a cazar canguros, pero más tarde también atacaba a los rebaños de ovejas, por lo que está perseguido como alimaña.

segunda fue poco después de que aparecieran los caballos que se alimentaban de hierba *(Merychippus)*; finalmente, la tercera fue en la época en la que aparecieron los caballos propiamente dichos (después del *Pliohippus*). En cada una de estas irradiaciones se producen "callejones evolutivos sin salida", pero también líneas de desarrollo acertadas.

¿EVOLUCIÓN A GRANDES SALTOS?

Muchos críticos de la teoría sintética de la evolución aducen que si bien los mecanismos evolutivos en que se basa pueden explicar la formación de muchas razas y especies, no son suficientes para justificar la aparición de nuevos tipos, es decir, la tipogénesis*, que da lugar a unidades sistemáticas más elevadas: familia, orden, clase o incluso fílum; por ejemplo, el tipo "ave" o "mamífero".

Se nos ofrecen dos nuevas teorías sobre el desarrollo de la tipogénesis:

1) La teoría de la evolución "a saltos" (o de la saltación**), es decir, la repentina formación de nuevos tipos por "macromutaciones" (en contraste con las ya conocidas "micromutaciones").

2) La existencia de un plan interno dirigido hacia una meta que crea tendencias de desarrollo que conducen a la formación de nuevos tipos. Esta segunda teoría tiene actualmente muy pocos defensores y se aparta por completo de la biología científica.

Los partidarios de la teoría sintética de la evolución rechazan la teoría de la saltación basándose en lo siguiente:

* Del griego *typos*, forma que se repite con regularidad, y *genesis*, creación, formación.
** Del latín *saltus*, salto.

1) Hasta la fecha nunca se ha podido observar una "macromutación", y no parece probable que llegue a observarse. Las "micromutaciones" que conocemos provocan a veces tal trastorno en el equilibrio génico del genotipo que sus portadores tienen muy reducidas posibilidades de sobrevivir.

2) Desde el punto de vista paleontológico, cuando han aparecido nuevos tipos se han encontrado generalmente formas intermedias; si no se conocen las formas intermedias es porque no se han encontrado, no porque no hayan existido.

3) Los factores evolutivos que se consideran en la teoría de la evolución son capaces de explicar —como demuestra el conjunto de observaciones, experimentos, cálculos genéticos sobre poblaciones y estimaciones realizadas hasta la fecha— cómo han podido producirse grandes "avances" hacia la formación de nuevos tipos mediante el efecto acumulativo de los "pequeños pasos" que representan las micromutaciones. Gerhard Heberer* denomina a este proceso "tipogénesis aditiva", y puede integrarse sin dificultad en el proceso evolutivo de acuerdo con la teoría sintética de la evolución.

UNA CUESTIÓN DE "SUERTE": LA DERIVA GENÉTICA

Hemos tratado de eludir hasta ahora la introducción del término "azar". Sin embargo, no hay duda de que el azar constituye un verdadero factor evolutivo. En este apartado trataremos de esta cuestión.

A pesar de que al cruzar plantas de guisantes los resultados previstos sean "3 semillas amarillas por cada una verde", puede ocurrir que en una vaina aparezcan cinco

* Gerhard Heberer (1901-1973), antropólogo y evolucionista alemán.

semillas verdes. Las leyes de la herencia genética y los modelos matemáticos construidos para el estudio de la genética de poblaciones no son más que expresiones estadísticas, es decir, cálculos de probabilidad. Sólo cuando se consideran grandes cantidades el azar deja de tener la importancia que poseía en los casos individuales y se cumplen las leyes estadísticas. Cuando llevamos contadas más de mil semillas nuestros resultados comienzan a aproximarse cada vez más a lo previsto.

Las leyes estadísticas sólo nos proporcionan una certidumbre absoluta cuando tratamos con cantidades infinitamente grandes. Sin embargo, las poblaciones se componen de un número limitado de individuos, por lo que en ellas los sucesos casuales pueden desempeñar un importante papel.

En uno de sus experimentos de cruzamiento, Mendel obtuvo la proporción 2,45 : 1 (en lugar de la prevista de 3 : 1). Cuanto más reducida es una población, más se aprecia la influencia del azar.

De lo anteriormente dicho puede deducirse que en un *demos*, compuesto por un número limitado de individuos, que se ha independizado de la población y sigue su propio desarrollo evolutivo, el azar ejerce una importante influencia. Da igual que establezcamos que el factor evolutivo a considerar es la reducida amplitud del *demos* o el azar; el resultado será el mismo, como podremos ver en el ejemplo que presentamos a continuación, que ha sido ideado con la intención de poner de manifiesto lo que es esencial en el proceso.

Consideremos una población muy grande. Las frecuencias de los alelos *A* y *a* son *p* y *q*; siendo cada una de ellas igual a 0,5 y su suma ($p + q$) igual a 1. En un principio ignoraremos las mutaciones y la selección, con lo que —dando por sentado que se produce una panmixia— podemos asegurar que las frecuencias de *A* y *a* seguirán siendo 0,5. Supongamos ahora que se producen alteraciones de tipo geológico o geográfico que originan

la formación de tres barreras, de manera que cada barrera separa a un *demos* situado en el límite del hábitat de la población, aislándolo genéticamente. Imaginemos que al principio el nuevo territorio sólo puede alimentar a dos individuos; así, al nacer (o salir del huevo) el primer descendiente, muere el padre; cuando nace el segundo, muere la madre. Supongamos que la reproducción masiva sólo tendrá lugar gradualmente y al cabo de cierto tiempo. ¿Cuál será el proceso de desarrollo de cada uno de los tres *demos* una vez se ha producido su aislamiento? Consideremos el primero de ellos. En el patrimonio genético de la población los genes *A* y *a* se presentan con igual frecuencia, lo que quiere decir que los genotipos *AA*, *Aa* y *aa* se dan en una proporción de 1 : 2 : 1. Al producirse la separación podría ocurrir perfectamente que los dos individuos que quedan aislados en uno de los nuevos territorios tengan el genotipo *AA*, y que con el transcurso del tiempo dieran lugar a una nueva gran población de individuos *AA*. En este caso, ya desde un principio, la separación tiene como consecuencia que la frecuencia del gen *A* aumente a 1 y que la frecuencia del gen *a* disminuya a 0. En un segundo *demos* podrían haber quedado aislados dos individuos portadores de un genotipo *aa*. Estos individuos se convertirán en fundadores de una población homocigótica con la fórmula genética *aa*; la probabilidad de que esto ocurra es la misma que la del primer caso.

Más probable aún sería que los individuos aislados tuvieran un genotipo *Aa*. Supongamos que esto es lo que ocurre en un tercer *demos*. Inicialmente se seguirían manteniendo las frecuencias de *A* y *a*, pero podría ocurrir perfectamente que los primeros descendientes fueran *AA* y *AA*, o también *aa* y *aa*, con lo que el subsiguiente desarrollo de la población sería parecido al del primer o segundo *demos*. En cambio, si los primeros descendientes fueran portadores de los genotipos *Aa* y *aa*, el desarrollo hacia una homocigosis del tipo *aa* o *AA* se daría en la siguiente generación (sólo para la homocigosis *aa*) o en otras posteriores. Si el primer descendiente tuviera un genotipo *AA* y el segundo un genotipo *Aa*, la proporción que podría esperarse en la siguiente generación sería de 1*AA* : 1*Aa*. Si, como hemos asumido, sólo se producen dos descendientes, bien puede ocurrir que los dos sean *AA*; con lo que se habría establecido la homocigosis.

No importa cómo nos imaginemos la separación y la subsiguiente reproducción; el resultado es siempre la formación de una nueva población homocigótica que puede tener la fórmula genética *AA* o *aa*, según lo decida el azar.

Existen, sin embargo, dos procesos claramente diferentes:

1) Mediante la separación, y dependiendo del azar, quedará separada una pequeña parte del patrimonio genético, que posteriormente se reproducirá.

2) El reducido tamaño de los *demos* conduce al incesto, por lo que los alelos —determinados por el azar— tenderán a combinarse de forma homocigótica (véase pág. 92).

Lo que hemos explicado en relación a los alelos *A* y *a* es igualmente aplicable a todos los demás genes: *B*/*b*, *C*/*c*, *D*/*d*, etc.; tanto el alelo dominante como el recesivo pueden convertirse en homocigóticos. Así pues, el aislamiento de varios *demos* de la población original puede poner en marcha varios procesos evolutivos con diferentes direcciones. La figura 4-24 intenta representar este fenómeno gráficamente.

Los cálculos demuestran que este proceso puede tener más influencia que una determinada presión selectiva; en este caso el azar es más "fuerte" que la selección. Las mutaciones —neutras o favorecidas por la selección— tienen por tanto una mayor posibilidad de establecerse rápidamente, siempre que el azar no se muestre en contra. Naturalmente, una vez que se ha desarrollado la población, el azar pierde su importancia y la selección se encar-

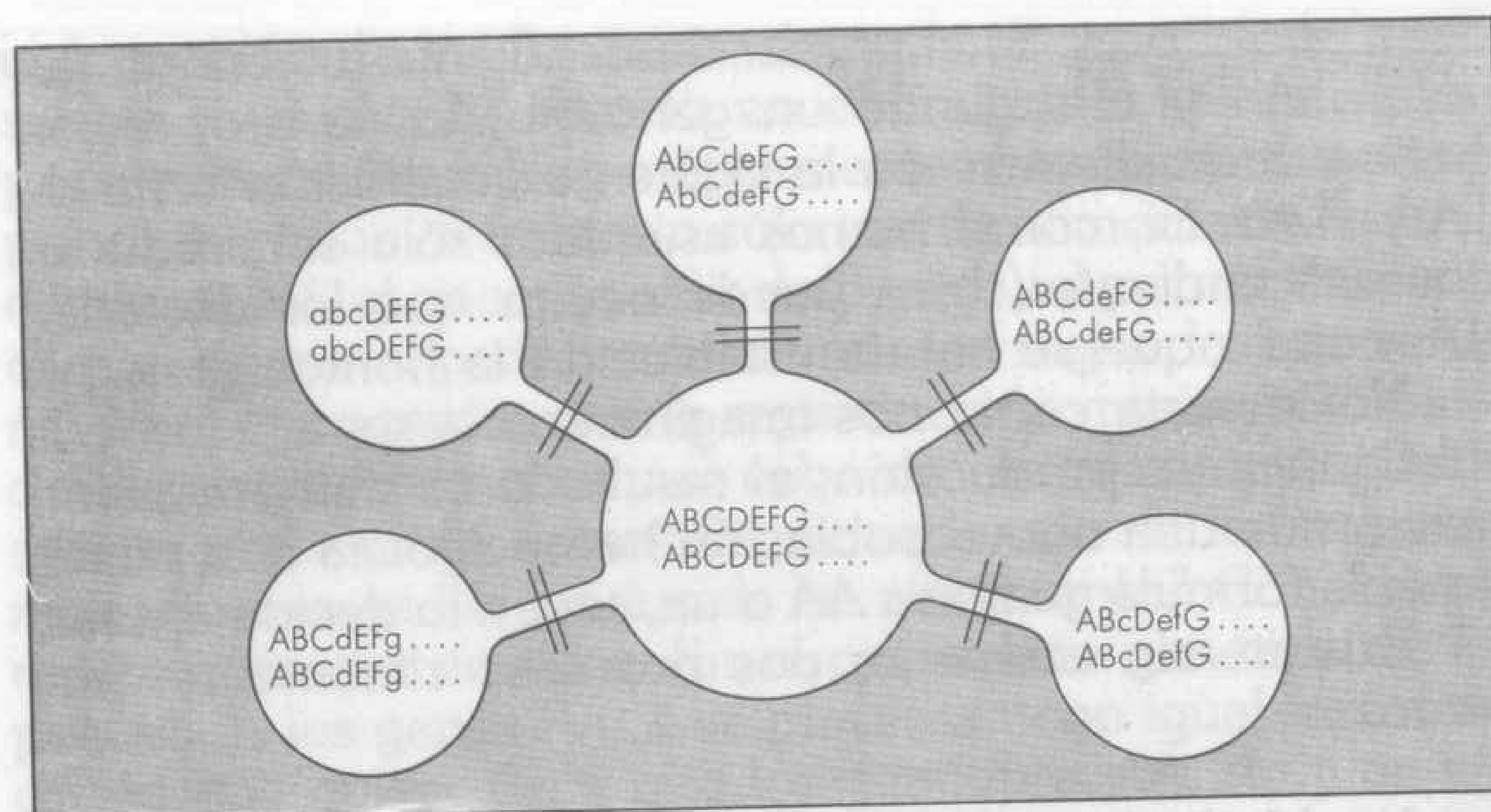


Fig. 4-24. Esquema de una deriva genética. Explicaciones en el texto.

ga de nuevo de "imponer el orden". Es así como el azar es controlado en el proceso de la evolución. En última instancia, la influencia del azar puede ser considerada —al igual que las mutaciones— como proveedor de materia prima para la selección; no porque aporte una nueva producción —caso de las mutaciones—, sino porque permite una rápida multiplicación de una parte de la oferta génica ya existente. La alteración del patrimonio genético debida a la influencia del azar es lo que se denomina la "deriva genética". Aunque nos parece más acertada la denominación "fijación genética por azar", ha sido la primera la que ha prevalecido.

Recordemos: debido a los efectos de la deriva genética, una especie dividida en *demos* aislados podría experimentar un rápido desarrollo divergente, debido simplemente a lo limitado del tamaño de la población de estas colonias. En la mayoría de los casos, los *demos* separados del grueso de la población experimentarían diferentes presiones selectivas.

Pero ¿es todo esto sólo una ingeniosa teoría? ¿Existen experimentos, observaciones y procesos naturales que sirvan para fundamentar la deriva genética?

Para comprobar esta teoría se realizó el siguiente experimento: de una misma población de *Drosophila* que vivía en libertad se seleccionaron, por diez veces consecutivas, 20 "fundadoras" a las que se encerró en jaulas. Estos *demos* dieron lugar a poblaciones muy divergentes entre sí en cuanto a caracteres y cualidades. Se repitió el experimento, seleccionando esta vez 4.000 individuos otras diez veces. Las poblaciones que surgieron a partir de estos "fundadores" apenas mostraron diferencias entre sí y respecto a la población madre. En general, se ha llegado a establecer que cuanto más pequeña sea la población inicial, mayores serán las diferencias entre los *demos*. En sus estudios de las islas Galápagos, Darwin ya intuía que los primeros pinzones que colonizaron las islas debieron haber sido tan sólo unos cuantos o incluso una sola pareja. Este caso especial de deriva genética es lo que se denomina "principio fundador"*.

En el ejemplo que hemos expuesto anteriormente, los primeros pasos del proceso —es decir, el aislamiento de los tres *demos* y la separación al azar de dos genotipos de la población ancestral— sirven para ilustrar este principio. La introducción del conejo o de la abeja en Nueva Zelanda, o la desafortunada liberación de la *Ocneria* en EE.UU**, son también ejemplos del principio fundador de la deriva genética. Todos los hámsters dorados del mundo descienden probablemente de una sola hembra que fue capturada en Aleppo, población situada al norte de Siria.

* Este fenómeno no puede ser considerado estrictamente como deriva genética, puesto que sería una situación previa a la "fijación genética por el azar".

** Hacia finales del siglo pasado se dejaron en libertad, por descuido, varios ejemplares de *Ocneria*, especie que hasta entonces era exclusivamente europea. Estos ejemplares se reprodujeron hasta llegar a convertirse en una auténtica plaga que ataca a los árboles de hoja caduca y especialmente a los frutales.

La deriva genética es muy importante para las poblaciones pequeñas que viven en islas, en las cumbres montañosas o en minúsculas praderas, charcas u oasis. Pero también puede serlo para poblaciones grandes cuando el número de individuos oscila a lo largo del año, o a lo largo de varios años, presentando períodos en los que el número de individuos se mantiene en un nivel mínimo. Este tipo de fluctuaciones se da, por ejemplo, en las poblaciones de cigarras, mariquitas, abejorros y de algunas especies de mariposas; aunque también puede darse en algunas poblaciones de mamíferos, como por ejemplo los lemmings. Durante los períodos en los que se da un número reducido de individuos puede producirse una deriva genética, con la consiguiente homocigosis causada por el incesto, de forma que cuando empieza a aumentar la población reproduciéndose masivamente a partir de una minipoblación, se produce un patrimonio genético más o menos alterado.

El tránsito del patrimonio genético por este "cuello de botella" puede traer consigo todas las ventajas —y desventajas— de una fijación génica determinada por el azar: puede suponer un nuevo impulso hacia una mejor adaptación y propagación, o incluso hacia la ocupación de nuevos nichos ecológicos; pero también puede conducir al fracaso. Al fracaso de esa población, claro está, no al de toda la especie; para otras poblaciones el paso por este "cuello de botella" puede significar un auténtico rejuvenecimiento. La decisión depende, en última instancia, de la selección que, una vez empiece a crecer de nuevo la población, vuelve a desarrollar su tarea eficazmente.

EL AZAR, FACTOR EVOLUTIVO

Cuando el azar nos es propicio le llamamos suerte; cuando no está de nuestra parte, adversidad. La ciencia considera *azar* lo que es indeterminable en un proceso, o lo indeterminable de su acaecimiento. Consideramos que interviene el azar siempre que se produzca un suceso sin que exista una causa conocida que lo provoque y no seamos capaces de predecir su desarrollo.

Teniendo presente esta aclaración, vamos a considerar ahora cuáles son los fenómenos debidos al azar, para diferenciarlos de aquellos otros que son previsibles en el proceso de la evolución de las especies.

Las *catástrofes*, como los efectos del rayo, las inundaciones, las sequías o los terremotos, destruyen el azar, indiscriminadamente, sin que importe el modo de vida o el grado de adaptación de los seres vivos. Ésta es, sin duda, la intervención más espectacular del azar y, como tal, resulta fácilmente reconocible.

Hasta ahora hemos dicho que las *mutaciones* se producen sin una orientación determinada, por lo que también podemos afirmar que se producen al azar. Aunque su aparición se debe a causas concretas, no siguen ningún orden ni obedecen a un propósito determinado, y ninguna mutación es predecible. Es imposible prever si será esta, esa o aquella base la que pasará a formar parte del ADN, ni cuándo ocurrirá esto. Y lo mismo puede aplicarse a las roturas y *entrecruzamientos* de los cromosomas. Podemos llegar a contarlos, e incluso a calcular que se da un 18 % de intercambio; pero no podemos determinar cómo se desarrollarán los acontecimientos.

Tampoco podemos predecir cómo se efectuará la *distribución de los cromosomas en la meiosis ni cómo se combinarán en la fecundación*. Todo el proceso de recombinación está regido por el azar. Incluso si diferentes genotipos dan lugar a fenotipos iguales —fenómeno bien conocido por los genetistas—, será el azar quien determinará las sucesivas recombinaciones, ya que la selección no intervendrá mientras no se produzcan fenotipos diferentes.

Por último, hemos de considerar la influencia del azar en la *deriva genética* y en el *principio fundador*, que pue-

de llegar a anular durante cierto tiempo la presión ejercida por la selección.

¿Es posible que la evolución esté basada en tantos fenómenos accidentales? Entonces, la asombrosa adaptación de los pingüinos a su medio ambiente, la perfecta configuración del topo como auténtica "excavadora viviente", o el arte del vuelo de las golondrinas, ¿se deben únicamente al azar?

Por supuesto que no; hay que tener en cuenta que el azar no representa ni siquiera la mitad de la historia. Podemos estar seguros de que las mutaciones por sí solas producirían un tremendo caos de formas vivientes (véase fig. 4-10). Las mutaciones, los entrecruzamientos, las recombinaciones y la deriva genética se limitan a suministrar materiales —es decir, materia prima— produciendo una serie de variaciones genéticas sin orden ni propósito, movidos por el azar. Pero ni una sola de las innumerables formas que los seres vivos construyen a partir de este material puede pasar a formar parte del proceso de evolución sin ser previamente controlada: la selección natural examina, prueba, filtra y favorece o rechaza. Incansablemente somete a todas las formas, antiguas y nuevas, a un continuo "examen de aptitud", "calificándolas" según el baremo impuesto por el medio ambiente. *A largo plazo, la selección natural no deja nada, absolutamente nada, al azar.* El azar se limita a presentar una amplia oferta; la selección natural se encarga de establecer las prioridades y de ordenar y organizar todo ese proceso que denominamos "evolución".

Que se fabriquen independientemente ladrillos, vigas, tuberías y cemento, no significa que la casa sea construida al azar. El arquitecto seleccionará los materiales necesarios, orientándose por el tipo de cimientos que precise, por la composición del suelo, etc. El azar es tan sólo un proveedor; la selección es el arquitecto y organizador.

El azar puede poner un buen trozo de mármol en manos del escultor, pero la obra de arte sólo surgirá cuando éste empiece a tallarla. Sólo entonces podremos hablar de una verdadera creatividad en el sentido más propio de la palabra.

RESUMEN

La teoría sintética de la evolución interpreta y explica la evolución de los seres vivos basándose en el conjunto de innumerables datos aportados por una gran variedad de ciencias, como la geología, la paleontología, la sistemática, la cronología y la genética, entre otras muchas.

La evolución no avanza hacia una meta concreta; actúa de una manera oportunista, tendiendo siempre a establecer un equilibrio perfecto entre los seres vivos y su medio ambiente. Esta tendencia puede desarrollarse mediante el continuo aflujo de mutaciones, que son "escogidas" por la selección natural.

Los principales factores evolutivos son las mutaciones, y las correspondientes recombinaciones, la selección natural, el aislamiento o interrupción del flujo genético y, en circunstancias especiales, la deriva genética. Las mutaciones génicas y cromosómicas son la base de una continua alteración del patrimonio genético. Este constante cambio permite una adaptación dinámica de los seres vivos al medio ambiente; lo que, a lo largo del tiempo, constituye el proceso de evolución. A través de la recombinación génica, las mutaciones dan lugar a nuevas estructuras que habrán de superar el "examen" de la selección.

Todo proceso de formación de una nueva especie concluye con la ocupación del nicho ecológico correspondiente. Tal nicho ofrece a los miembros de la especie las máximas ventajas frente a la selección. "Aptos" —*fit*, en el sentido en que lo emplea Darwin— son aquellos organismos capaces de transformar del modo más eficaz la oferta del nicho ecológico (alimento, cobijo, etc.) en descendencia; son más aptos aquellos organismos capaces de conse-

guir un mayor número de descendientes con menor consumo de alimentos que los menos aptos.

Las mutaciones genómicas, a través de la poliploidía, pueden producir directamente una nueva especie.

Aparte de este fenómeno, la separación, o sea, el distanciamiento espacial de algún *demos* de la población original, es un requisito indispensable para la formación de una nueva especie. La separación puede producirse por procesos geológicos o geográficos que crean barreras físicas o espaciales que impiden la reproducción y, por tanto, el flujo génico entre la población original y el *demos* que queda aislado. El aislamiento genético favorece un desarrollo autónomo de los *demos* separados que, a través de la formación de mecanismos de aislamiento, puede conducir a la formación de nuevas especies.

En la deriva genética el azar desempeña un importante papel como factor evolutivo, siempre que la población en cuestión sea reducida (principal fundador). La teoría sintética de la evolución también es capaz de explicar la tipogénesis, es decir, la formación de nuevos tipos como "ave" o "conífera" (tipogénesis aditiva).

EL NUEVO CONCEPTO DEL GEN EGOÍSTA

Basándose en una nueva ciencia denominada sociobiología, los investigadores de la evolución y de la etología han contribuido a la teoría sintética de la evolución con una aportación que ha levantado ya una viva polémica. Queremos presentar aquí los rasgos principales de estas nuevas ideas todavía discutidas*.

* Para ampliar sus conocimientos sobre este tema, el lector puede consultar la siguiente bibliografía: Richard Dawkins, *El gen egoísta*, Biblioteca Científica Salvat, Salvat Editores, Barcelona, 1993; W. Wickler/U. Seibt, *Das Prinzip Eigennutz* (El principio del interés propio), editorial Hoffman und Campe, Hamburgo, 1977; E. O. Wilson, *Sociobiology*, Cambridge University Press, Cambridge, EE.UU., 1975.

Como punto de partida pueden servir una serie de observaciones sobre el comportamiento de los leones. Al alcanzar los tres años de edad, los machos jóvenes abandonan la manada en la que han nacido y llevan una vida nómada junto a alguno de sus hermanos, hasta que a la edad de cinco o seis años intentan conquistar su propio harén. Después de ahuyentar al hasta entonces jefe de la manada, el nuevo jefe mata a todos los cachorros machos existentes, y también matará a todos los que nazcan poco después de su conquista. Sin embargo, no llega a devorar a sus víctimas, es decir, que no los mata por hambre. ¿Cómo puede ser compatible semejante comportamiento con el principio de preservación de la especie?

Para comprenderlo es necesario conocer algunos datos más acerca de la vida de los leones*. La vida en un harén es tan fatigosa para los machos —los continuos ataques de sus competidores y las heridas que se producen en estas luchas suelen debilitarlos muy pronto— que al cabo de dos o tres años, por lo general, son vencidos y expulsados por algún macho más joven. Las hembras paren dos o tres cachorros cada dos años, de los que sobrevive sólo el 20 %. Puesto que los machos adultos sólo consiguen ser señores de su harén durante dos o tres años, disponen en realidad de muy poco tiempo para reproducirse; sobre todo si algunas de las hembras están todavía preñadas por el macho anterior. Mediante la exterminación de los cachorros existentes y de los que nacen poco después de su conquista, el macho consigue adelantar el período de celo de las hembras y engendrar sus propios cachorros, a los que, por otra parte, protege y defiende paternalmente.

La explicación de los sociobiólogos es la siguiente: para que los machos consigan reproducirse necesitan dis-

* Tomados principalmente de las observaciones realizadas por los investigadores americanos B. C. R. Bertram (1976) y G. Schaller (1972).

poner de un harén. La rivalidad existente entre los machos demuestra que no se trata en primer lugar de la conservación de la especie, puesto que cualquier macho puede realizar la misma función. Sin duda lo que el macho intenta es reproducirse a sí mismo, es decir, transmitir sus propios genes. La conquista y defensa de un harén es, sin embargo, tan difícil que son necesarios varios machos para ello*. Y si se trata de hermanos, mucho mejor: ¡su acervo génico es el mismo! El comportamiento de los leones parece, pues, basarse en una tendencia a tratar por todos los medios de transmitir el propio acervo génico, utilizando, si es necesario, la ayuda de parientes. Lo importante no es, por tanto, la especie, sino el propio acervo génico**.

Según esto, los genotipos que fomenten la cooperación entre parientes serían los que se reproducirían con más éxito. Cuando entre miembros agresivos de una misma especie surgen individuos dotados de una fuerte resistencia a matar, esto representa un beneficio para la población en general, puesto que los individuos que sigan este modelo de comportamiento no causarán más pérdidas en las luchas. Sin embargo, al ser siempre "perdedores", no llegarán a transmitir hereditariamente su comportamiento. Pero si la inhibición a matar se da sólo en relación con parientes cercanos, la situación será bastante diferente. Estos individuos seguirán imponiéndose a otros miembros de la especie, de forma que sus genes podrán ser transmitidos a sus descendientes y, en el caso de que sucumban en la lucha, siempre quedarán sus parientes cercanos, que, con bastante probabilidad, serán portadores de los mismos genes. Este principio de la "selección de la estirpe" parece ser una estrategia de la evolución que crea comportamientos "altruistas".

* Entre uno y seis, generalmente suelen ser dos.
** Desde entonces se han observado otros muchos casos que fundamentan esta tesis.

Las investigaciones que se realicen en el futuro podrán revelar hasta qué punto es correcto este nuevo concepto. Sus implicaciones son bastante duras, puesto que todo estaría basado en una inquietante "estrategia" de los genes. Pensemos en los leones que son capaces de matar a los cachorros de congéneres extraños: ¡la conservación del propio acervo génico por encima de la conservación de la especie! ¿Es posible que el comportamiento de los seres vivos esté dirigido y manipulado por los genes, de forma que no se oriente en beneficio del individuo o de la especie, sino en beneficio exclusivo de los propios genes? En tal caso, incluso el comportamiento "altruista" estaría al servicio del egoísmo de los genes, y los organismos no serían más que "máquinas de supervivencia" para su acervo génico. El biólogo americano Butler afirma que «la gallina no es más que un invento del huevo para poder producir más huevos». ¿Son acaso las moléculas de ácido nucleico quienes en realidad dominan el mundo? ¿Somos los humanos también meras "marionetas manejadas por nuestros genes"?*

El lector habrá podido comprender el motivo de que este nuevo concepto siga actualmente levantando una viva y apasionada polémica.

* Cita de Hoimar von Ditfurth.

V. LA HISTORIA DE LA VIDA SOBRE LA TIERRA

Detrás de la jocosa pregunta de «¿qué fue primero, el huevo o la gallina?», se esconde una compleja problemática. Desde que en 1860 Louis Pasteur* demostrara definitivamente que —en contra de lo que se había creído hasta entonces— ni siquiera las bacterias podían "surgir" de la suciedad, por no hablar de los gusanos o las larvas de insectos, se hizo patente que la vida sólo puede surgir de la vida: *omne vivum ex vivo***.

Los mamíferos se desarrollaron a partir de los reptiles, éstos de los anfibios, y los anfibios de los peces... Podríamos seguir la pista durante mucho rato, pero inevitablemente acabaríamos llegando a los organismos unicelulares... Y entonces ¿qué?

En este punto nos enfrentamos con la incógnita del origen de la vida en nuestro planeta; un campo de investigación en el que recientemente se han efectuado importantes descubrimientos. Indudablemente nos estamos moviendo en el terreno de las hipótesis, por lo que habremos de conformarnos con una serie de consideraciones y razonamientos básicos.

---

* Louis Pasteur (1822-1895), microbiólogo y químico francés. Realizó importantes investigaciones sobre isomería óptica y sobre enfermedades como el carbunco de los rebaños y la rabia en el hombre, descubriendo las vacunas. "Pasteurizar" significa esterilizar.

**En latín, "toda vida procede de la vida".

LA EVOLUCIÓN QUÍMICA: LAS MOLÉCULAS EN LUCHA POR LA SUPERVIVENCIA

Según el modelo que nos presentan los físicos, y que es generalmente aceptado, el Universo se formó hace aproximadamente 18.000 millones de años a partir de una "explosión original". Según esta teoría, nuestro sistema solar tendría unos 5.000 millones de años.

Las condiciones existentes mientras duró el enfriamiento de la superficie terrestre hasta formarse una especie de "costra" se conocen actualmente con relativa seguridad. Se sabe con certeza que la atmósfera primitiva estaba compuesta por una serie de gases entre los que se encuentran: amoníaco, hidrógeno, ácido sulfhídrico, nitrógeno, metano, dióxido de carbono, monóxido de carbono y vapor de agua. También sabemos que el oxígeno no figuraba entre estos gases; así lo demuestra la existencia de minerales primitivos como la pirita*, que por ser muy sensibles a la oxidación sólo pueden haberse formado en ausencia de oxígeno. Esto ocurrió hace aproximadamente 4.000 millones de años. Más tarde, hace unos 1.500 millones de años, se formó, en cambio, el óxido ferroso; en este intervalo había aparecido el oxígeno. Sabemos también con certeza de dónde provenía: de la actividad fotosintética de las plantas verdes que habían poblado la Tierra.

Pero volvamos a los gases de la atmósfera original: ¿es posible que reaccionaran entre sí y dieran lugar a nuevas sustancias? Y si así fuera, ¿en qué condiciones pudo ser esto posible?

Se ha tratado de encontrar la respuesta a estas preguntas realizando, en diferentes laboratorios, experimentos de simulación, en los que se ha intentado reproducir

* Pirita de hierro: S_2Fe.

las condiciones existentes en la Tierra hace 4.000 millones de años. El más conocido de estos experimentos es el que realizó Stanley Miller. Los gases que componían esa atmósfera primitiva eran conocidos, pero ¿de dónde se obtendría la energía necesaria para provocar las posibles reacciones? Una posible fuente de energía sería la actividad volcánica, que era un fenómeno común en aquella época. También existía la radiactividad, que alcanzaba niveles muy altos; y estaban las tormentas, con sus descargas eléctricas. Fue precisamente esta última energía la que utilizó Miller. Para ello sometió una mezcla gaseosa de metano, hidrógeno, amoníaco y vapor de agua a sucesivas descargas eléctricas y —mediante el aparato que muestra la figura 5-1— llegó a obtener en 1955 hasta ¡catorce aminoácidos diferentes!

Desde entonces el experimento ha sido repetido numerosas veces y con toda clase de variaciones. En los nuevos experimentos se han obtenido, aparte de aminoá-

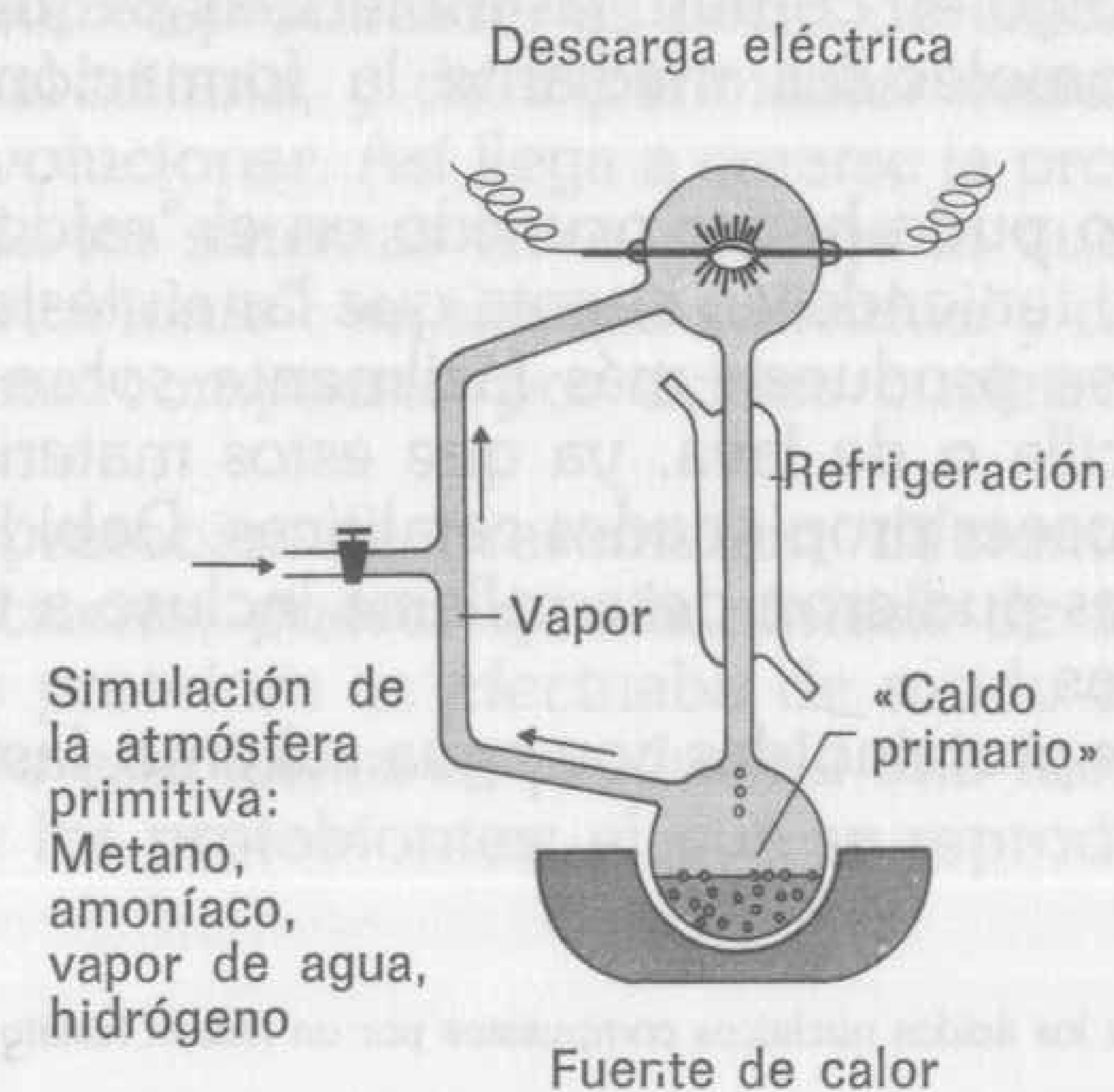


Fig. 5-1. **Aparato empleado por Miller en sus experimentos.**

cidos, otros productos, como aldehídos, ácido carboxílico, urea, azúcares, las bases de los ácidos nucleicos, sobre todo adenina, y nucleótidos*. También se ha llegado a obtener ATP**, que, como molécula almacenadora de energía, desempeña un importante papel en todos los seres vivos. Todos estos compuestos podrían haber existido en los antiguos océanos. En golfos y bahías, estas moléculas se concentrarían formando una especie de "caldo primario" en el que chocarían unas con otras con mayor frecuencia. ¿Es posible que de este modo reaccionaran unas moléculas con otras y dieran lugar a nuevos compuestos?

También esta hipótesis ha sido comprobada experimentalmente. El científico americano S. W. Fox realizó un experimento de simulación, obteniendo, a partir de una mezcla de aminoácidos, sustancias que eran descompuestas por los mismos enzimas que las proteínas, por lo que Fox las denominó *proteinoides****. Mediante la aplicación de rayos γ se llegó a conseguir también la formación de *ácidos nucleicos* a partir de proteinoides. Todas estas reacciones tienen algo en común: las moléculas pequeñas dan lugar a macromoléculas mediante la formación de enlaces****.

Esto mismo pudo haber ocurrido en el "caldo" primario, sobre todo teniendo en cuenta que las síntesis que hemos descrito se producen más fácilmente sobre una superficie de arcilla o de lava, ya que estos materiales han demostrado poseer propiedades catalíticas. Debido a esto, tales reacciones pudieron desarrollarse incluso a temperaturas muy bajas.

Al tratar los proteinoides con agua caliente, las moléculas se repliegan sobre sí y tienden a formar pequeñas bolas cuyo diámetro mide entre 0,5 y 80 micras*. Estas "microesferas poseen una membrana superficial que sólo permite el paso a determinadas sustancias, lo que hace posible que en su interior se produzcan ciertas reacciones. Los proteinoides de estas microesferas conservan sus propiedades catalizadoras. Suponiendo que estos experimentos de simulación reflejen los procesos que tuvieron lugar en la superficie terrestre hace 4.000 millones de años, podemos suponer que en aquella época ya existían ácidos nucleicos —capaces de realizar la función de genes— y proteínas con capacidad enzimática. Tales compuestos se encontraban en un proceso de reorganización que finalmente daría lugar a una combinación de ácidos nucleicos con proteínas —proceso que también puede ser reproducido experimentalmente— con una forma parecida posiblemente a la de las microesferas.

«La información (ácidos nucleicos) y la acción (proteínas) se combinan y forman un modelo**.» Un sistema de este tipo, aparte de su *individualización*, tiene la *capacidad de autorreproducirse*, es decir, de efectuar una transmisión hereditaria, y de *experimentar mutaciones*, es decir, de evolucionar. Así llega a crearse la propiedad fundamental de los sistemas vivos, y surge lo que denominaremos "protobionte": un sistema individual y diferenciado de su entorno compuesto por ácidos nucleicos y proteínas simples.

Los protobiontes presentarían diferentes tamaños y composiciones, puesto que la síntesis de sus ácidos nucleicos y proteínas se efectuaba de modo aleatorio y desigual. De esta forma se produciría una fuerte competencia entre los protobiontes; el que se reprodujera con ma-

* Subunidades de los ácidos nucleicos compuestos por un radical fosfato, un azúcar y una base.
** Adenosintrifosfato.
*** Derivado de la palabra "proteína": similar a las proteínas.
**** Polimerización, policondensación.

* 1 μm (micrómetro) = 10^{-6} m = 1/1000 mm.
** Cita del genetista alemán Carsten Bresch, autor de una original descripción de estos procesos. C. Bresch, Salvat, Barcelona, 1986.

yor rapidez sería el "mejor". Así pues, aquí comienza ya la "lucha por la existencia". Debido a que el sistema de reduplicación todavía sería imperfecto, seguramente las mutaciones ocurrirían con mucha más frecuencia que en la actualidad. Sea como fuere, es seguro que las mutaciones y la selección desempeñaron un papel importante ya desde el principio del proceso evolutivo.

Resumiendo: aunque sabemos todavía muy poco acerca del proceso de formación de los protobiontes, podemos basarnos en los resultados de los experimentos de simulación efectuados hasta el presente. Hasta qué punto tales resultados pueden justificar una explicación esquemática de la formación de protobiontes, es una cuestión que suscita diferentes opiniones. Lo que está claro es que con el surgimiento de estos sistemas prebiológicos se pasa de la evolución química a la evolución biológica.

LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA: TRATO CON LA LUZ SOLAR Y EL OXÍGENO

En la parte oeste de Groenlandia se han hallado, en rocas que tienen una antigüedad de unos 3.700 millones de años, algunos fósiles de posibles protobiontes; sin embargo, la clasificación de estos restos es todavía muy discutida. Se consideran mucho más seguros los fósiles de bacterias y algas cianofíceas encontrados en rocas de unos 3.000 millones de años. Las células de los actuales representantes de estas especies tienen todavía una organización mucho más simple que la de los demás seres vivos. Su principal característica es que carecen de un núcleo celular rodeado por una membrana. Por esto se les denomina procariontes, para distinguirlos de los demás organismos eucariontes*.

* *Del griego karyon*, nuez, *pro*, ante, y *eu*, hermoso.

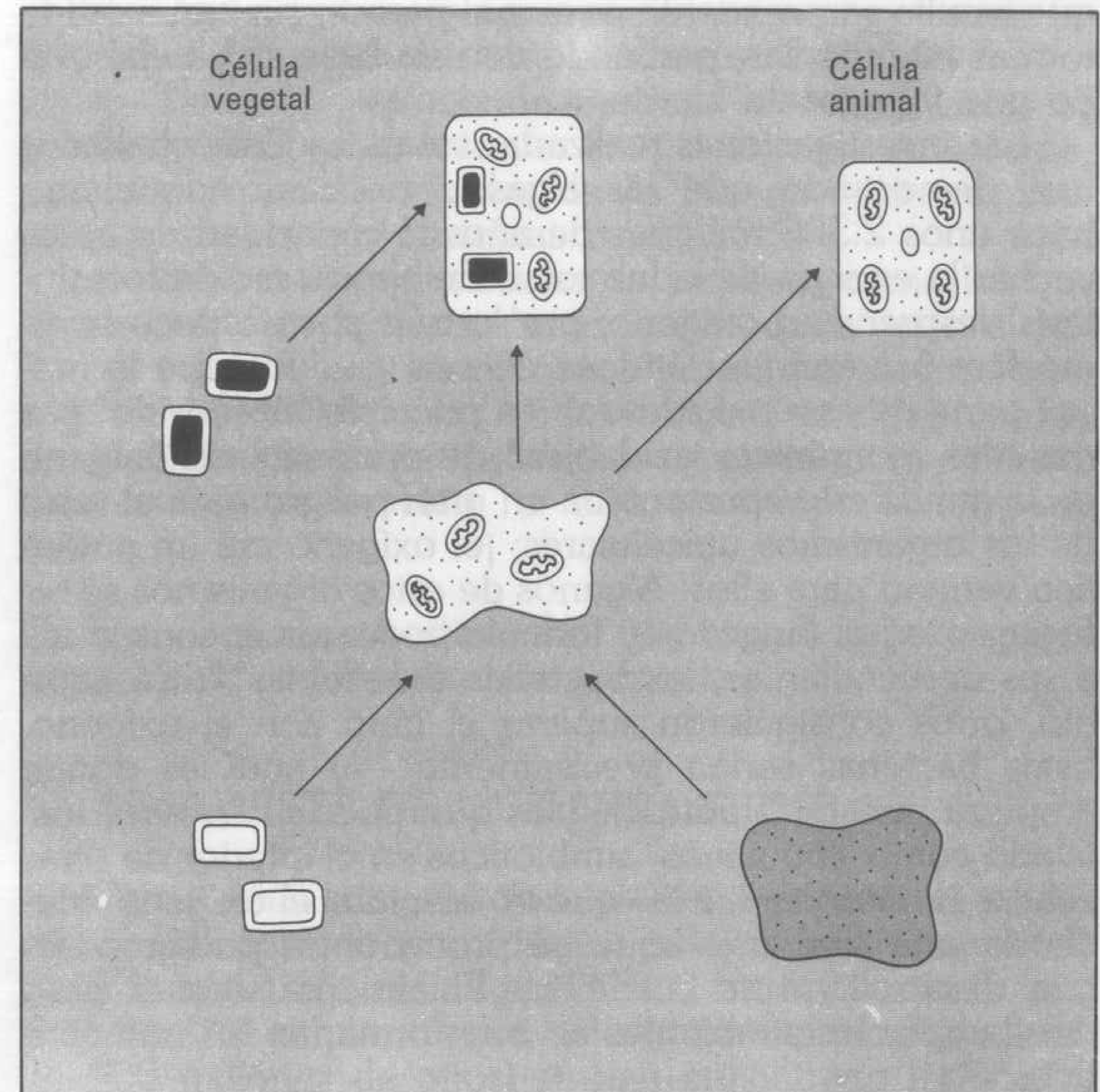


Fig. 5-2. Teoría de la endosimbiosis: las bacterias simbióticas se convierten en mitocondrias; las primitivas algas cianofíceas, en cloroplastos.

Se han encontrado eucariontes fósiles en rocas de 800 a 1.500 millones de años de antigüedad, de lo que se deduce que su aparición fue mucho más tardía que la de los procariontes. Esto parece bastante plausible, ya que sus células son bastante más complejas, puesto que además del núcleo contienen otros muchos componentes*. Lo

* Orgánulos, como por ejemplo las mitocondrias, los ribosomas, los cloroplastos, etc.

que resulta sorprendente es que al parecer no han existido formas intermedias; partiendo de esta base se ha elaborado una interesante hipótesis.

Las investigaciones realizadas sobre los fósiles hallados han demostrado que las algas cianofíceas adquirieron hace unos 2.300 millones de años la capacidad de aprovechar la energía de la luz solar. En el proceso de fotosíntesis desprendían oxígeno, por lo que poco a poco la atmósfera fue enriqueciéndose en este gas. Aunque la mayor parte de este oxígeno fue en principio "absorbido" por materias inorgánicas oxidables*, la presencia de oxígeno en la atmósfera representaba un gran peligro para el resto de los organismos unicelulares: ¡el oxígeno era un auténtico veneno para ellos! Algunos de estos organismos se refugiaron en el fango; hoy todavía podemos encontrar allí a sus descendientes, las bacterias anaerobias**. En cambio, otros consiguieron superar el trato con el oxígeno. Estas bacterias serían precisamente —y aquí es donde empieza nuestra hipótesis— las que podrían haberse instalado como "inquilinos" simbióticos en el interior de otras células "anfitrionas", a las que no afectaba el oxígeno. Mediante esta simbiosis aquellos procariontes pudieron seguir desarrollándose con éxito. Finalmente, con el paso del tiempo, los simbiontes se transformarían en mitocondrias***.

Por otra parte, las células anfitrionas incorporarían a su citoplasma algas cianofíceas, para beneficiarse de su capacidad fotosintética. Según esta hipótesis, al cabo del tiempo las algas acabarían por transformarse en cloroplastos.

De simbionte a orgánulo celular: una hipótesis muy atractiva. De hecho, esta hipótesis se apoya en bastantes observaciones:

* Según cuidadosas estimaciones, la proporción de oxígeno en la atmósfera hace 500 millones de años era de un 2 a un 10 %; en la actualidad es de un 21 %.

** Del griego *an*, no (negación), *aer*, aire, y *bios*, vida.

*** Orgánulos que se encargan de la respiración celular.

- Como ya hemos comentado, no existen formas intermedias entre procariontes y eucariontes.
- Tanto las mitocondrias como los cloroplastos se producen exclusivamente por propia división. Ambos poseen sus propias moléculas de ADN —es decir, sus propios genes— y sus proteínas particulares.
- Existen ejemplos reales de procesos como los que sugiere esta teoría. Entre los más conocidos están el pólipo de agua dulce y numerosos corales, que alojan en sus células superficiales, en endosimbiosis, a algas verdes, aprovechándose de los productos de asimilación de éstas. Este fenómeno también ha sido observado en el paramecio.

En la actualidad esta teoría*, a pesar de tener algunos detractores, es ampliamente aceptada.

LA CONQUISTA DE LA TIERRA FIRME

Cuanto más antiguos son los fósiles, menor es su número. Del período precámbrico sólo se han encontrado unos cuantos fósiles aislados. Esto resulta bastante sorprendente si se piensa que del siguiente período (a partir de 600 millones de años) se han encontrado innumerables fósiles. En esta época ya vivían representantes de todos los tipos de invertebrados. Por tanto, no hay duda de que en el período inmediatamente anterior —para nosotros pobre en fósiles— tuvo que desarrollarse una tremenda actividad evolutiva. Este período abarca además cinco sextas partes del tiempo de que ha dispuesto nuestro planeta para su desarrollo.

* Según la teoría de los endosimbiontes, también los flagelos de algunas células pudieron ser originalmente procariontes que, a través de una relación simbiótica, llegaron a convertirse en "orgánulo-flagelos".

Se sabe ya con seguridad que la vida comenzó en el agua, y que desde su origen hasta nuestros días ha seguido vinculada al agua. Las primeras plantas y animales fueron criaturas marinas. Sólo en los mares podían sobrevivir. Pero finalmente conquistaron la tierra después de un largo y difícil período: un período de continuos logros, inventos y readaptaciones. De la inmensa variedad de avances evolutivos logrados, nos limitaremos a presentar brevemente dos ejemplos; uno del reino vegetal y otro del reino animal.

LA FORMACIÓN DE LAS FLORES

Los fósiles de plantas que se han encontrado revelan ciertas correspondencias con las plantas existentes en la actualidad y sirven de orientación al investigador. También nos permiten deducir el proceso de formación de las flores, si bien de una forma bastante simplificada. Quizás el lector se acordará aún, de sus clases de ciencias, de la "alternancia de generaciones de los helechos". Tomemos como ejemplo el helecho hembra *(Aspidium)*. Estos helechos forman sus esporas en los esporangios*, que están situados en el envés de las hojas, mediante una división reductiva (o meiótica); por tanto, las esporas son haploides. Dispersadas por el viento, las esporas germinan en lugares húmedos y dan lugar a *protalos*, del tamaño de una moneda, que tienen en su parte inferior órganos masculinos y femeninos**.

Utilizando una gota de agua como medio de transporte, los espermatozoides fecundan a los óvulos que se encuentran en los arquegonios. Del cigoto*** así formado surge un nuevo helecho. Este helecho es diploide y, puesto que produce las esporas, se denomina esporófito. El protalo se denomina gametófito, ya que produce los gametos. La alternancia regular entre los gametófitos haploides y los esporófitos diploides recibe el nombre de "alternancia de generaciones".

Durante el período Carbonífero, el sistema de reproducción de algunas especies de helechos y de algunas plantas licopodiáceas experimentó una serie de alteracio-

* Receptáculo que contiene las esporas.
** Anteridios (♂) y arquegonios (♀). Del griego *antheros*, floreciente, *archi*, origen, comienzo, y *gonos*, nacimiento.
*** Célula resultante de la fusión de dos células sexuales. En general, óvulo fecundado.

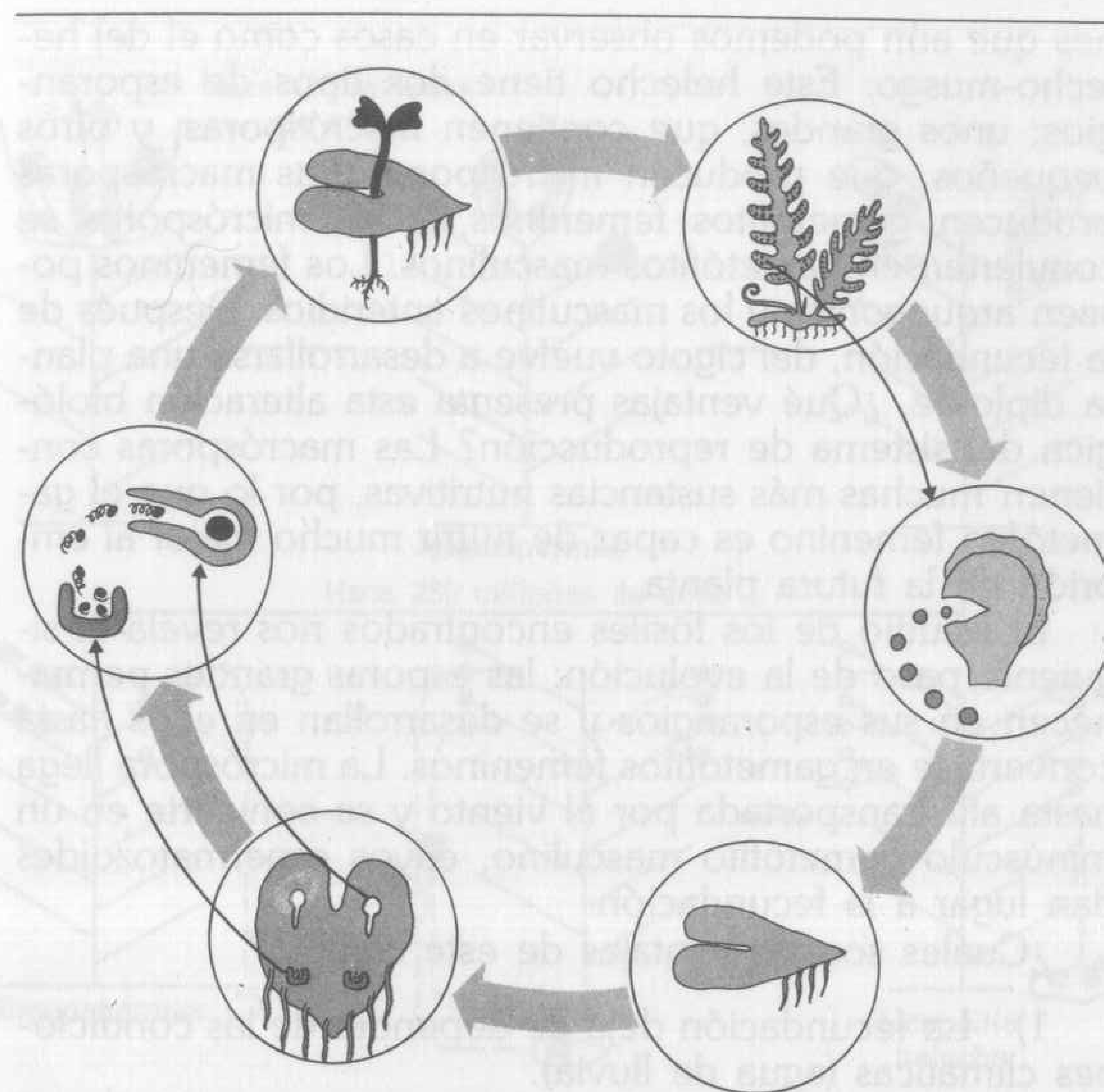


Fig. 5-3. Alternancia de generaciones del helecho.

nes que aún podemos observar en casos como el del helecho-musgo. Este helecho tiene dos tipos de esporangios: unos grandes, que contienen macrósporas, y otros pequeños, que producen micrósporas. Las macrósporas producen gametófitos femeninos, y las micrósporas se convierten en gametófitos masculinos. Los femeninos poseen arquegonios y los masculinos anteridios. Después de la fecundación, del cigoto vuelve a desarrollarse una planta diploide. ¿Qué ventajas presenta esta alteración biológica del sistema de reproducción? Las macrósporas contienen muchas más sustancias nutritivas, por lo que el gametófito femenino es capaz de nutrir mucho mejor al embrión de la futura planta.

El estudio de los fósiles encontrados nos revela el siguiente paso de la evolución: las esporas grandes permanecen en sus esporangios y se desarrollan en ellos hasta convertirse en gametófitos femeninos. La micróspora llega hasta allí transportada por el viento y se convierte en un minúsculo gametófito masculino, cuyos espermatozoides dan lugar a la fecundación.

¿Cuáles son las ventajas de este cambio?

1) La fecundación deja de depender de las condiciones climáticas (agua de lluvia).

2) La planta es capaz de proteger de forma óptima al gametófito femenino, e incluso de nutrir al joven esporófito: la planta "madre" puede ahora "dejar ir" al embrión protegido dentro de su esporangio y bien provisto de sustancias de reserva. ¡Se ha dado ya el paso que conduce a la *formación de semillas*!

Las gimnospermas* han sabido aprovechar y perfeccionar esta conquista. Hace aproximadamente 200 millones de años, las coníferas fueron capaces de inventar el *tubo polínico*. Las plantas fanerógamas (con flores) son quienes mejor pueden mostrarnos la importancia de este "invento". Los granos de polen germinan sobre el estigma y desarrollan un tubo polínico que llega hasta el saco embrionario que se encuentra dentro del ovario.

La célula generativa del grano de polen suministra dos núcleos espermáticos. Uno de ellos penetra en el saco

* Gimnospermas, del griego *gymnos*, desnudo, y *sperma*, semillas. En ellas las semillas no se encuentran encerradas dentro del ovario, sino que generalmente están situadas encima del carpelo.

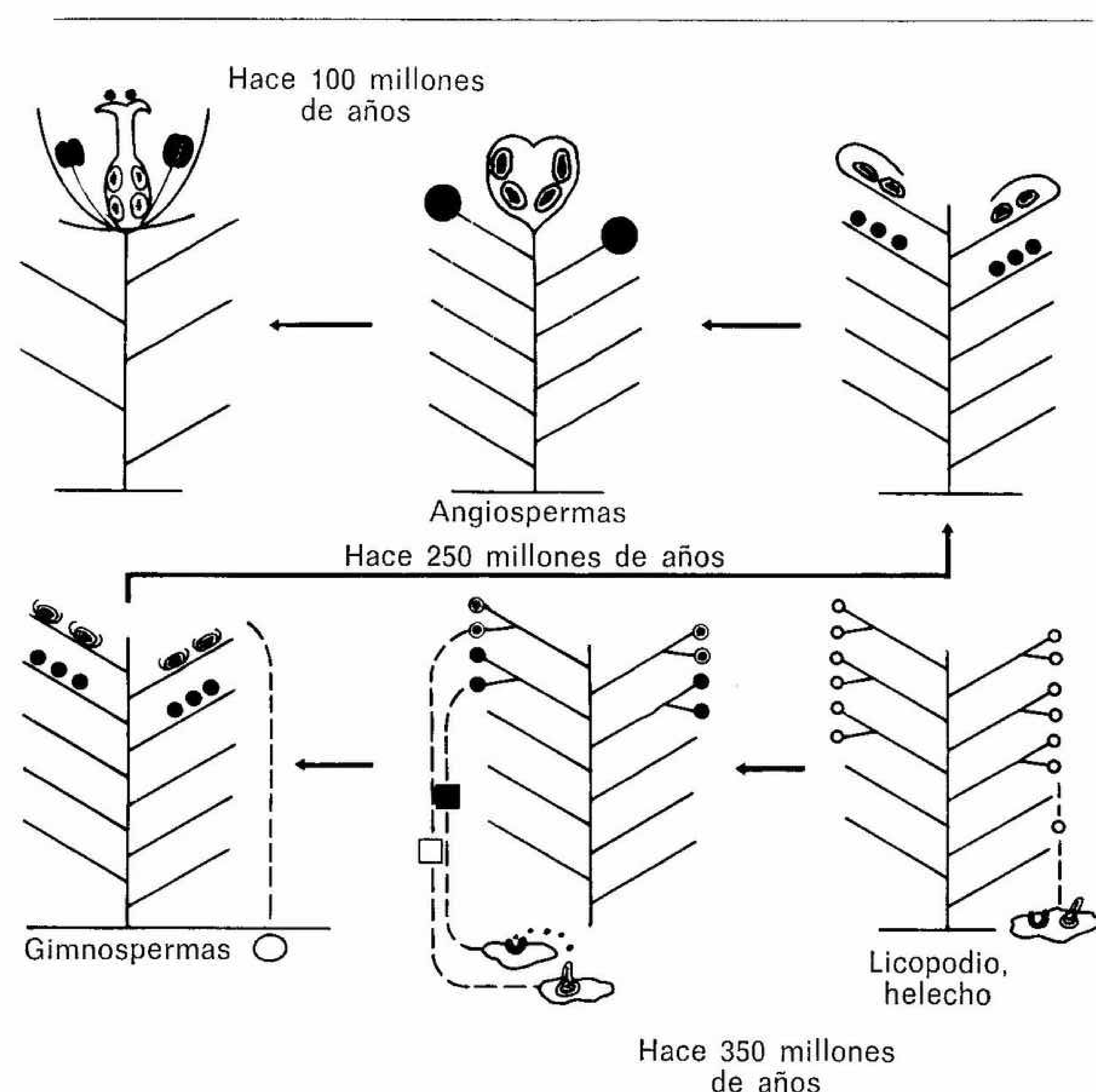


Fig. 5-4. Desarrollo y formación de las flores (las indicaciones que se hacen respecto al tiempo han sido muy simplificadas). Explicaciones en el texto.

embrionario y fecunda al óvulo, que es una de las ocho células que allí se encuentran. Del óvulo fecundado surge el embrión que más tarde, junto con los tejidos que lo rodean, dará lugar a la semilla. El ovario se transforma, y forma el resto del fruto.

Comparando los dos sistemas podemos establecer una analogía: los receptáculos donde se hallan situados los macroesporangios están fusionados formando el ovario (angiospermas). Todo receptáculo de semillas puede compararse a un macroesporangio que contiene una sola macróspora: el saco embrionario (o primordio seminal). Sus ocho células constituyen el gametófito femenino, y las tres células equivaldrían al resto de un arquegonio con un óvulo. El tubo polínico, junto con los dos núcleos espermáticos, representa los restos del gametófito masculino.

Sólo nos resta añadir que del sencillo sistema de "sacudirse el polvo" (las esporas) que utilizaban las plantas primitivas no sólo se han formado las hojas, sino también todas las partes de la flor: el cáliz, los pétalos, los estambres y los carpelos. Los pétalos de colores constituyen un excelente reclamo para los insectos polinizadores: los descubrimientos paleontológicos demuestran que junto al espectacular desarrollo de las fanerógamas en el cretácico se dio un aumento explosivo de las especies de insectos.

¿SE HAN EXTINGUIDO LOS SAURIOS?

El desarrollo de los reptiles hacia los mamíferos y las aves se explica tradicionalmente de la siguiente manera:

Entre los descendientes de dos diferentes tipos de saurios —los terápsidos y los tecodontos— se desarrolló la capacidad de mantener constante* la temperatura del

* Es la homeotermia, en contraste con la poiquilotermia de los animales de temperatura variable (de sangre fría). Del griego *homoi*, igual, *therme*, calor, y *poikilos*, diferente.

cuerpo; este cambio representa la transición hacia los mamíferos de sangre caliente, por una parte, y hacia las aves, por otra. El proceso de transición hacia la formación de las aves parece estar bien documentado por los fósiles encontrados: ¿acaso no es evidente que el famoso pájaro primitivo (arqueornites) presenta a la vez características de pájaro y de reptil? A pesar de poseer plumas tenía dientes y además ¡una cola de reptil vertebrado! Sin embargo, los estudios anatómicos han revelado con toda seguridad que este animal no era capaz de volar. Pero entonces ¿para qué le servían las plumas?

El paleontólogo americano Robert T. Bakker* dio recientemente una explicación sorprendente: las plumas servían sólo de aislamiento térmico, ya que los saurios antecesores de los pájaros y mamíferos tenían que haber sido ya animales homeotérmicos, es decir, de temperatura constante.

Es ésta una atrevida hipótesis que ha levantado una encendida polémica todavía sin resolver. Bakker presentó su tesis apoyándose en argumentos bastante convincentes:

1) Los fósiles hallados demuestran que al menos algunos terápsidos (saurios antecesores de los mamíferos) fueron los primeros que desarrollaron el paladar duro, óseo, que poseen todos los mamíferos. Éste es un dato importante, puesto que el paladar separa las vías respiratorias de las de alimentación. ¿Y qué significa esto? Muy sencillo: en contraste con sus antepasados, estos animales eran ya capaces de respirar mientras comían y, por tanto, podían ingerir mayor cantidad de alimentos que los demás y masticar más cuidadosamente; lo que equivale a decir que eran capaces de asimilar mejor los alimentos y

* Robert T. Bakker, paleontólogo de la Johns-Hopkins University de Baltimore, Maryland, EE.UU.

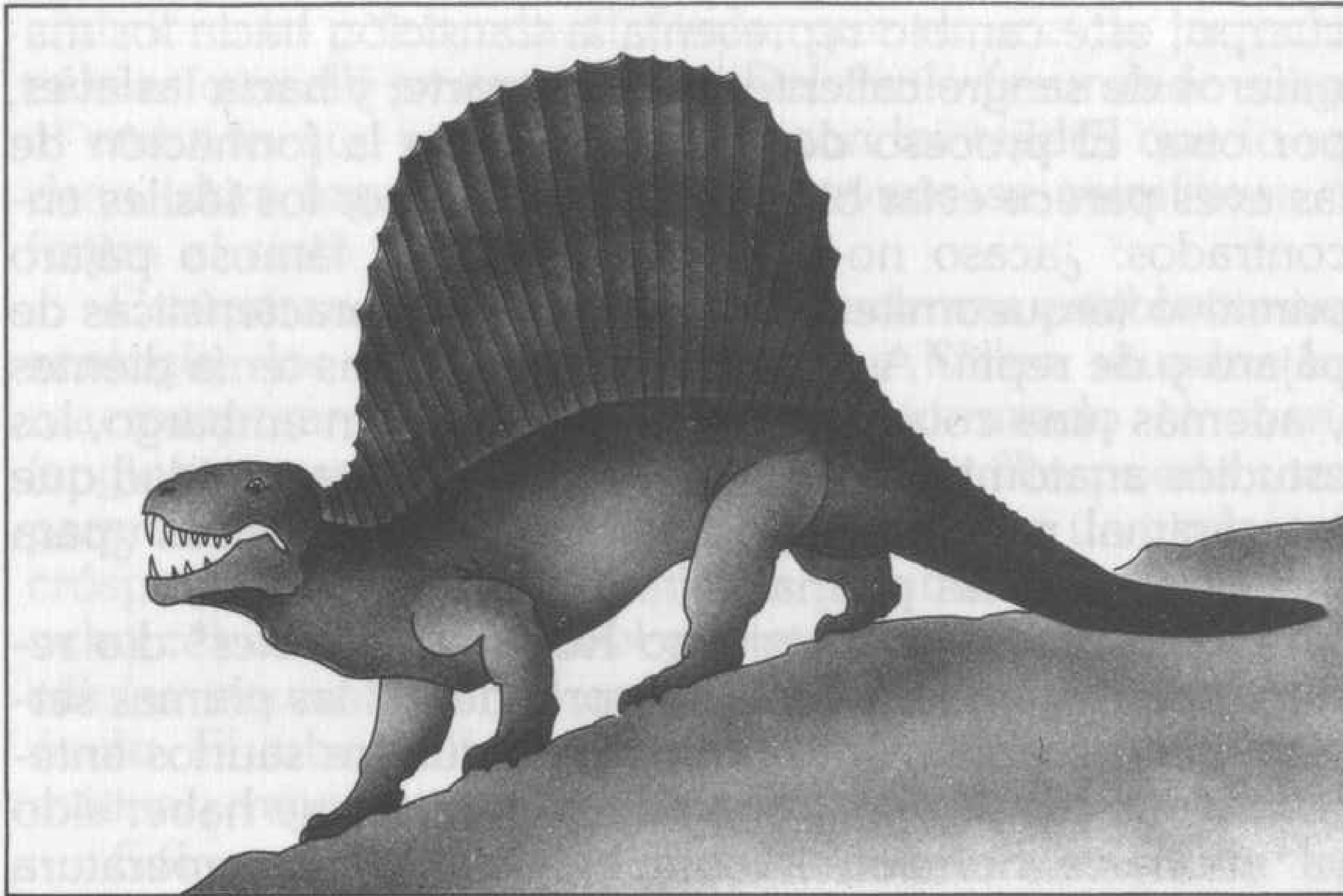


Fig. 5-5. *Dimetrodon.* Véase la nota de la pág. 270.

obtener más energía de ellos. Esto era necesario, ya que aunque su nueva forma de andar (utilizando las extremidades anteriores y posteriores) les proporcionaba mayor rapidez de movimientos incluso a pesar del aumento del peso corporal, exigía en cambio un metabolismo más "acelerado". Conclusión: su temperatura interna siempre estaba por encima de la temperatura exterior*.

2) El aumento del tamaño de un animal trae consigo un aumento al cuadrado. Por tanto, cuanto más grande sea un animal, su superficie será proporcionalmente menor. Debido a la relativamente pequeña superficie del cuerpo de los animales grandes, el calor que produce su

* En el estómago de algunos saurios fosilizados se han encontrado "gastrolitos" (es decir, piedras que sirven para triturar los alimentos, como las que se encuentran en las mollejas de las gallinas y patos). Esto permite deducir que poseían un musculoso estómago triturador y, por tanto, que su metabolismo era elevado.

metabolismo se acumula y sirve para conservarlos calientes. Según esta hipótesis, el enorme tamaño que llegaron a alcanzar algunas especies puede ser interpretado como un medio de lograr una "homeotermia pasiva". A partir de

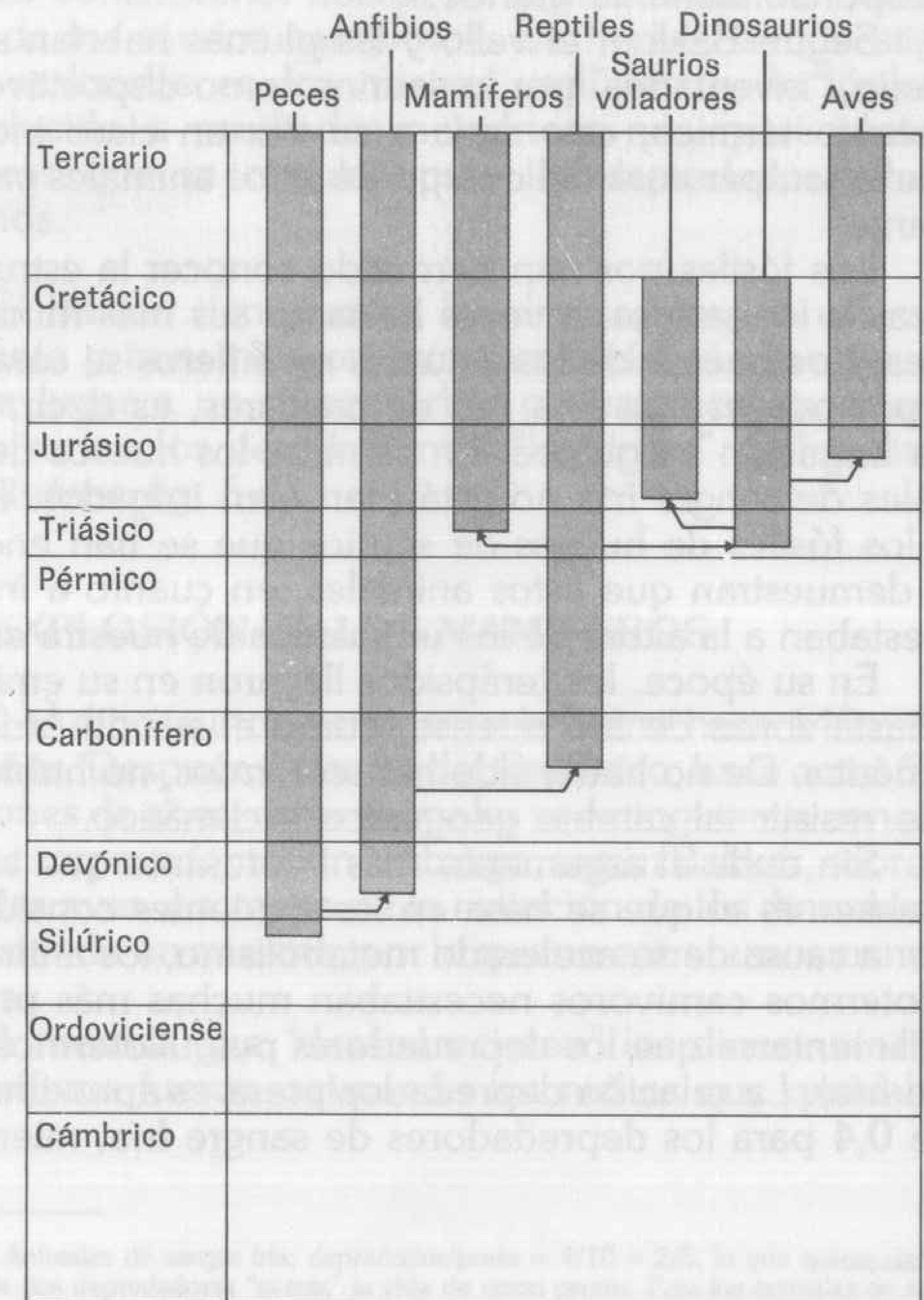


Fig. 5-6. Nuevo árbol genealógico del desarrollo de los vertebrados.

este tipo de homeotermia se desarrollaría después una homeotermia activa. En este sentido, Bakker interpreta las crestas dorsales de ciertos saurios —enormes en algunas especies— como verdaderos "colectores" de rayos solares*. En cambio, los animales más pequeños no necesitarían esta clase de dispositivos, debido a que su superficie era proporcionalmente grande.

3) Según Bakker, el vello y las plumas habrían sido, por tanto, "inventados" por lo saurios como dispositivo de aislamiento térmico; esto sería a su vez un claro indicio de que la temperatura del cuerpo de estos animales ya era constante.

4) Los fósiles nos han permitido conocer la estructura ósea de los saurios, a veces hasta en sus más mínimos detalles. Los huesos de los actuales mamíferos se caracterizan por poseer una fina red de capilares, es decir, una buena irrigación sanguínea. En cambio, los huesos de los animales de sangre fría no están tan bien irrigados. Pues bien, los fósiles de huesos de saurios que se han encontrado demuestran que estos animales, en cuanto a irrigación, estaban a la altura de los ungulados de nuestra era.

5) En su época, los terápsidos llegaron en su emigración hasta zonas de frío intenso, como el sur de África y Sudamérica. De no haber sido homeotermos, no hubieran podido resistir tal cambio geográfico y climático.

6) Sin duda el argumento más interesante que esgrime Bakker es el que se basa en las siguientes consideraciones: a causa de su acelerado metabolismo, los animales homeotermos carnívoros necesitaban muchas más presas para alimentarse que los depredadores poiquilotermos (de sangre fría). La relación depredador/presa es aproximadamente 0,4 para los depredadores de sangre fría, mientras

* El *Dimetrodon* medía 3,50 metros de largo y pesaba 250 kilos. De no haber poseído su cresta dorsal hubiera necesitado de 100 a 200 minutos para elevar su temperatura 6°; con ella necesitaba tan sólo 50 minutos de exposición al sol.

que para los homeotermos oscila entre 0,01 y 0,03*. En el Mesozoico los dinosaurios dominaban la Tierra; los dinosaurios carnívoros se alimentaban de otros dinosaurios, como ha podido comprobarse en los yacimientos de fósiles que se han descubierto. Basándose en la relación depredador/número de presas podemos llegar a deducir algunas conclusiones acerca de la intensidad del metabolismo de los saurios carnívoros. De hecho, las investigaciones realizadas en los nuevos yacimientos de fósiles han conducido a resultados numéricos muy parecidos a los valores que se calculan para los depredadores homeotermos.

Si Bakker tiene razón, los dinosaurios eran de sangre caliente y transmitieron esta característica a las aves. Esto daría lugar a un nuevo árbol genealógico en el que las aves serían los descendientes "legítimos" de los dinosaurios (véase fig. 5-6).

LA EXPLOSIÓN DE LOS MAMÍFEROS

Los dinosaurios dominaron la Tierra hace 140 millones de años. Después, a finales del Cretácico, hace entre 65 y 70 millones de años, estos animales se extinguieron con una rapidez sorprendente; sin embargo, según Bakker, sobrevivieron las aves. La causa de la extinción de los dinosaurios sigue siendo un misterio, por lo que no entraremos en más detalles.

A medida que "desaparecieron" los dinosaurios**, los mamíferos fueron ocupando los nichos que quedaban li-

* Animales de sangre fría: depredador/presa = 4/10 = 2/5, lo que quiere decir que la vida de dos depredadores "cuesta" la vida de cinco presas. Para los animales de sangre caliente la relación D/p = 1/100 a 3/100; es decir, que son necesarias 100 presas para mantener de uno a tres depredadores.

** Literalmente: lagartos horribles.

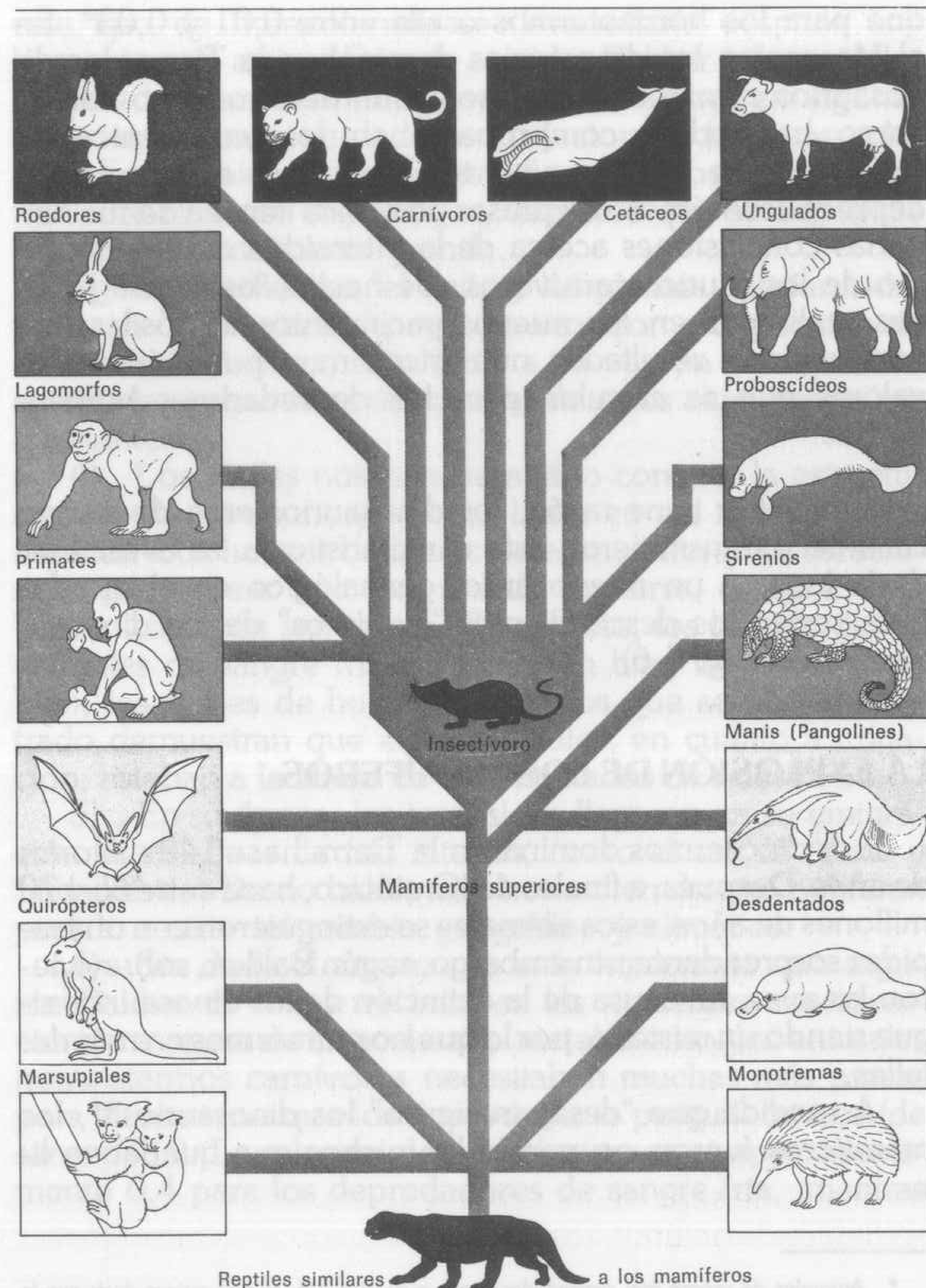


Fig. 5-7. Irradiación de los mamíferos tras la extinción de los saurios, hace aproximadamente 70 millones de años.

bres. Así, los mamíferos, que se habían mantenido hasta entonces en un segundo plano a causa de la presencia de los dinosaurios, conquistaron y dominaron la Tierra en una gran explosión evolutiva que constituye un impresionante ejemplo de irradiación adaptativa. Los monotremas —el ornitorrinco y el equidna, todos ellos mamíferos ovíparos— siguen delatando hoy su parentesco con los reptiles. También los marsupiales, que transportan en su bolsa a las crías desde que son sólo embriones hasta que finaliza el largo período de gestación, y que incluso —como en el caso del canguro— continúan llevándolas y alimentándolas hasta que alcanzan cierto desarrollo, nos muestran las grandes diferencias que aún existen con respecto a los mamíferos placentarios*, que paren a sus crías ya formadas. Tanto unos como otros tienen su origen en los mamíferos primitivos del tipo de los insectívoros.

Hace entre tres y cuatro millones de años, los mamíferos experimentaron un desarrollo en el que podemos reconocer una línea evolutiva que nos conduce hasta el hombre.

HISTORIA DE LA VIDA A CÁMARA RÁPIDA

La historia de la Tierra y de los seres vivos abarca períodos de tiempo inconcebiblemente largos. Para que nos sean más fáciles de imaginar, vamos a comprimirlos "a cámara acelerada" en un solo año.

Según esta escala, el primero de enero se habrían formado las rocas, iniciándose muy gradualmente la evolución química. A principios de mayo surgirían los primeros protobiontes; a principios de junio, los primeros procariontes. Hacia finales de septiembre aparecerían los eucariontes, y hacia finales de octubre, los primeros organismos unicelulares.

* Véase la nota de la pág. 235.

Los invertebrados habrían poblado la Tierra hacia mediados de noviembre, y hacia finales de mes encontraríamos a los primeros "peces" vertebrados nadando en las aguas. El seis de diciembre se arrastrarían los primeros anfibios hacia la tierra, aunque seguirían permaneciendo en lugares húmedos; sin embargo, estos animales —así como las plantas— consiguieron dar el gran salto hacia la vida en tierra firme. Esto ocurriría a principios de diciembre. El 18 de diciembre aparecerían sobre la Tierra los primeros mamíferos ovíparos y, al fin, el 27 de diciembre habrían llegado a desarrollarse los mamíferos vivíparos. Los primates y el hombre primitivo aparecen ya en el último día del año: el 31 de diciembre, poco después de las nueve de la noche; el *Homo sapiens* consigue llegar al mundo sólo media hora antes de que empiece el año nuevo. ¡Nuestro año ha terminado!

Podríamos explicar este proceso evolutivo mediante la teoría de la descendencia y tratar de interpretarlo basándonos en la teoría sintética de la evolución, pero ¿cuáles son las fuerzas que lo han impulsado?

Quien así lo desee, puede creer en una puesta en escena preparada por Dios, en un gran plan que, bajo la dirección del creador, va desarrollándose paso a paso según sus deseos. Esto no tiene por qué excluir otras interpretaciones. Paradójicamente, son precisamente los fallos en la reduplicación de los ácidos nucleicos y las desviaciones de la norma en el reparto de los cromosomas en la meiosis lo que constituye en realidad la base de la evolución, cuyos resultados podemos admirar continuamente en la gran diversidad de organismos que pueblan nuestro planeta.

También puede ser que la evolución se deba a un desarrollo autónomo y autorregulado de la materia, cuyas posibilidades de recombinarse y formar nuevas estructuras, modelos y formas, hayan sido hasta ahora infravaloradas o, debido a ciertos prejuicios, ignoradas.

LA EVOLUCIÓN CULTURAL

Poco antes de finalizar el año aparece el hombre —hace ya dos o tres millones de años—, y en su papel de *Homo sapiens* hace relativamente poco: unos 250.000 años. Cuando sus antepasados abandonaron los bosques para adaptarse a la vida en las estepas y se irguieron, se vieron con las manos libres para fabricar herramientas y, más tarde, para practicar las artes. El lenguaje, y más adelante también la escritura —a la que hoy se suman los métodos audiovisuales—, le pusieron en condiciones de poder legar y transmitir sus experiencias a las nuevas generaciones. De esta manera ha sido posible la "transmisión hereditaria", de experiencias adquiridas, y —en contraste con la evolución biológica— se ha hecho posible que aprendamos de los fracasos de nuestros antepasados. De este modo es como se ha llegado a formar la tradición.

Las conquistas en el campo de la técnica, los adelantos en medicina, los progresos obtenidos en diferentes campos de la ciencia, han ido haciendo al hombre cada vez más independiente de su medio ambiente, hasta llegar a invertirse la relación: ya no es el hombre el que se adapta a su entorno, sino el entorno el que se adapta a sus necesidades. Allí donde el clima resulta demasiado húmedo, el hombre trata de evitar la humedad y mantener su entorno seco; en donde el calor es excesivo, se refugia en habitáculos climatizados. El hombre casi ha provocado la extinción de los lobos y ha conseguido utilizar a las mangostas* . Donde un gen "enfermizo" hubiera conducido a la muerte, el hombre lo neutraliza con una dosis diaria de insulina. Los productos químicos regulan el número de

* La mangosta es un pequeño mamífero carnicero de África. En 1872 se llevaron algunos ejemplares a las Antillas para que combatieran una plaga de ratas que asolaba las plantaciones de caña de azúcar. Estos ejemplares llegaron a reproducirse de tal manera que pronto empezaron a atacar también a los rebaños, convirtiéndose en una nueva plaga.

descendientes; los reactores atómicos nos hacen independientes de la energía solar.

Este proceso es lo que denominamos "evolución cultural" y, sin duda, tiene sus ventajas e inconvenientes. Aunque podemos imaginar a dónde nos llevará esta evolución, no podemos predecirlo. Sin embargo, los conocimientos que poseemos sobre la evolución, y en particular sobre nuestra propia evolución, deberían hacernos comprender que no podemos seguir manipulando indefinidamente a la naturaleza para satisfacer nuestras necesidades, y que deberíamos intentar construir un futuro que estuviera más en concordancia con las leyes biológicas que rigen el planeta.

PROCEDENCIA DE LAS ILUSTRACIONES

T. Angermayer-Reinhard: lámina 1-1
Nürnberg aus Schütt: figura 1-2
V-Dia: láminas 1-2, 1-4 *(abajo)*, 3-2 *(arriba)*, figura 4-15
F. Sauer: láminas 1-3, 1-5, 1-13 *(arriba)*
E. Pott: láminas 1-4 *(arriba)*, 1-8 *(izquierda)*, 1-9, 4-2
Bavaria-Fiore: lámina 1-6
dpa: láminas 1-7
ZEFA-Sauer: lámina 1-8 *(derecha)*
E. Thenius: figuras 1-4, 5-7
ZEFA-Hummel: lámina 1-10
Okapia-Myers: lámina 1-11 *(arriba)*
Bavaria-Lorenz: lámina 1-11 *(abajo)*
ZEFA-Linthom: lámina 1-12
G. G. Simpson: figuras 1-10, 1-11
A. Limbrunner: lámina 1-13 *(abajo)*
A. Kühn: figuras 1-13, 3-11 *(arriba)*, 3-14, 3-16
L. Nilsson: lámina 1-14
Süddeutscher Verlag: figuras 2-1, 2-5, 3-19
Ullstein: figuras 2-2, 2-3, 3-1, 3-7
Biological Science: figura 2-4
J. Hemleben: figura 2-6
Anthony-Leather: lámina 2-1
F. A. Janssens: figura 3-8
J. Lieder: figura 3-11 *(abajo)*
Institut für Film und Bild (FWU): lámina 3-1
H. Reinhard: láminas 3-2 *(abajo)*, 3-11 *(abajo)*, 4-6 *(abajo)*
Winchester: figura 3-15
Bavaria-H. Müller: lámina 3-3 *(arriba)*
Bavaria-Trapp: lámina 3-3 *(abajo)*
W. Johannsen: figura 3-17

P. P. Grassé: figuras 4-1, 4-2
S. Wright: figura 4-7
ZEFA-Scholz: lámina 4-1
R. Konig: lámina 4-3
H. Schrempp: lámina 4-4 *(arriba-izquierda)*
ZEFA-W. Schmidt: lámina 4-4 *(arriba-derecha)*
ZEFA-Park: lámina 4-4 *(abajo)*
G. Jurzitza: lámina 4-5
Phywe: figura 4-14
G. de Beer: figuras 4-16, 4-22
Okapia: lámina 4-6 *(arriba)*
G. D. Karpetschenko: figura 4-20
L. Margulis: figura 5-2
A. J. Desmond: figuras 5-5, 5-6
Bavaria-Thau: lámina 5-1
Okapia-Root: lámina 5-2

BIBLIOTECA CIENTÍFICA SALVAT

1. **Stephen Hawking.** *Una vida para la ciencia.* Michael White y John Gribbin
2. **La verdadera historia de los dinosaurios.** Alan Charig
3. **La explosión demográfica.** *El principal problema ecológico.* Paul R. Ehrlich y Anne H. Ehrlich
4. **El monstruo subatómico.** *Una exploración de los misterios del Universo.* Isaac Asimov
5. **El gen egoísta.** *Las bases biológicas de nuestra conducta.* Richard Dawkins
6. **La evolución de la física.** Albert Einstein y Leopold Infeld
7. **El secreto del Universo.** *Y otros ensayos científicos.* Isaac Asimov
8. **Qué es la vida.** Joël de Rosnay
9. **Los tres primeros minutos del Universo.** Steven Weinberg
10. **Dormir y soñar.** *La mitad nocturna de nuestras vidas.* Dieter E. Zimmer
11. **El hombre mecánico.** *El futuro de la robótica y la inteligencia humana.* Hans Moravec
12. **La superconductividad.** *Historia y leyendas.* Sven Ortoli y Jean Klein
13. **Introducción a la ecología.** *De la biosfera a la antroposfera.* Josep Peñuelas
14. **Miscelánea matemática.** Martin Gardner
15. **El Universo desbocado.** *Del Big Bang a la catástrofe final.* Paul Davies
16. **Biotecnología.** *Una nueva revolución industrial.* Steve Prentis
17. **El telar mágico.** *El cerebro humano y la computadora.* Robert Jastrow
18. **A través de la ventana.** *Treinta años estudiando a los chimpancés.* Jane Goodall
19. **Einstein.** Banesh Hoffmann
20. **La doble hélice.** *Un relato autobiográfico sobre el descubrimiento del ADN.* James Watson
21. **Cien mil millones de soles.** *Estructura y evolución de las estrellas.* Rudolf Kippenhahn
22. **El planeta viviente.** *La adaptación de las especies a su medio.* David Attenborough
23. **Evolución humana.** Roger Lewin
24. **El divorcio entre las gaviotas.** *Lo que nos enseña el comportamiento de los animales.* William Jordan
25. **Lorenz.** Alec Nisbett
26. **Mensajeros del paraíso.** *Las endorfinas, drogas naturales del cerebro.* Charles F. Levinthal
27. **El Sol brilla luminoso.** Isaac Asimov
28. **Ecología humana.** *La posición del hombre en la naturaleza.* Bernard Campbell

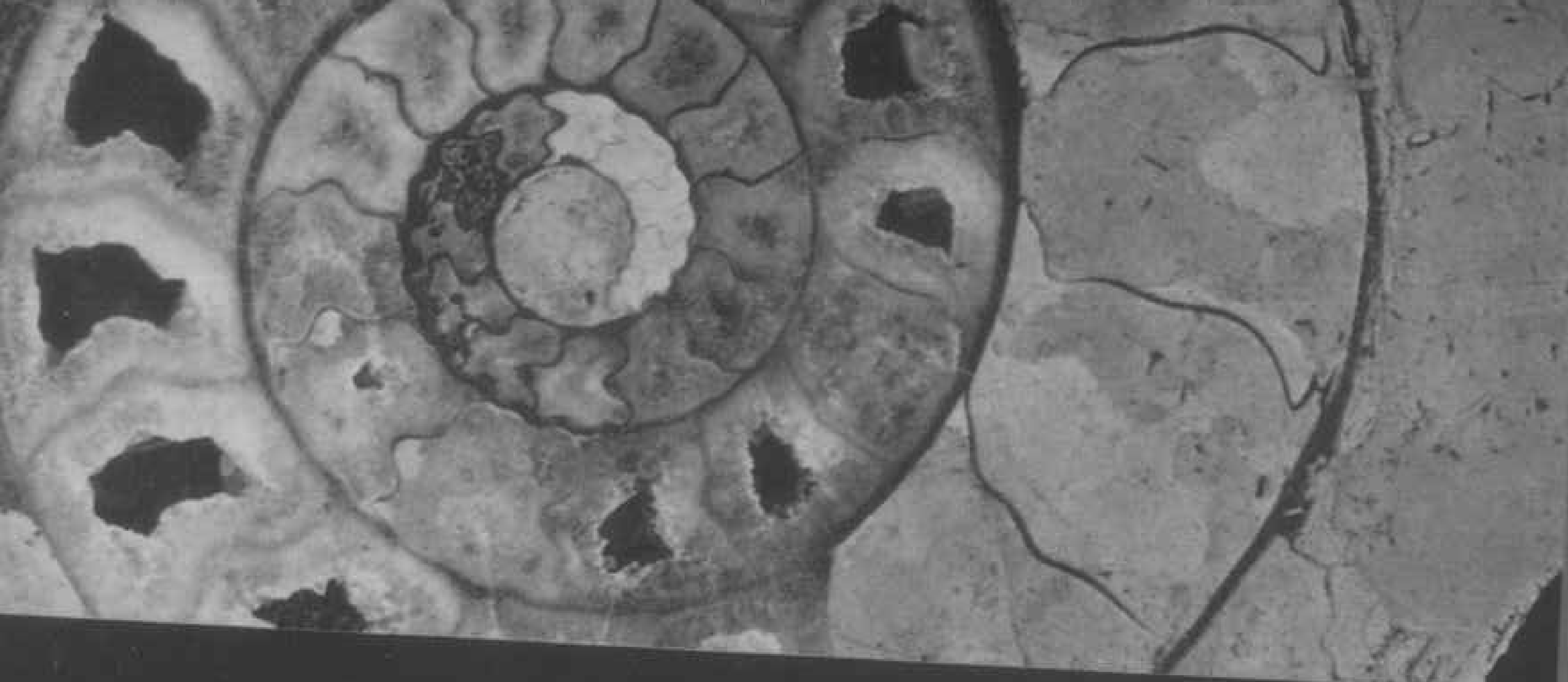
29. **Sol, lunas y planetas.** Erhard Keppler
30. **Los secretos de una casa.** *El mundo oculto del hogar.* David Bodanis
31. **La cuarta dimensión.** *Hacia una geometría más real.* Rudy Rucker
32. **El segundo planeta.** *El problema del aumento de la población mundial.* U. Colombo y G. Turani
33. **La mente (I).** Anthony Smith
34. **La mente (II).** Anthony Smith
35. **Introducción a la química.** Hazel Rossotti
36. **El envejecimiento.** David P. Barash
37. **Edison.** Fritz Vögtle
38. **La inestable Tierra.** *Pasado, presente y futuro de las catástrofes naturales.* Basil Booth y Frank Fitch
39. **Gorilas en la niebla.** *13 años viviendo entre los gorilas.* Dian Fossey
40. **El espejo turbulento.** *Los enigmas del caos y el orden.* John Briggs y F. David Peat
41. **El momento de la creación.** *Del Big Bang hasta el Universo actual.* James S. Trefil
42. **Dios y la nueva física.** Paul Davies
43. **Evolución.** *Teorías sobre la evolución de las especies.* Wolfgang Schwoerbel






BRIAN SMITH





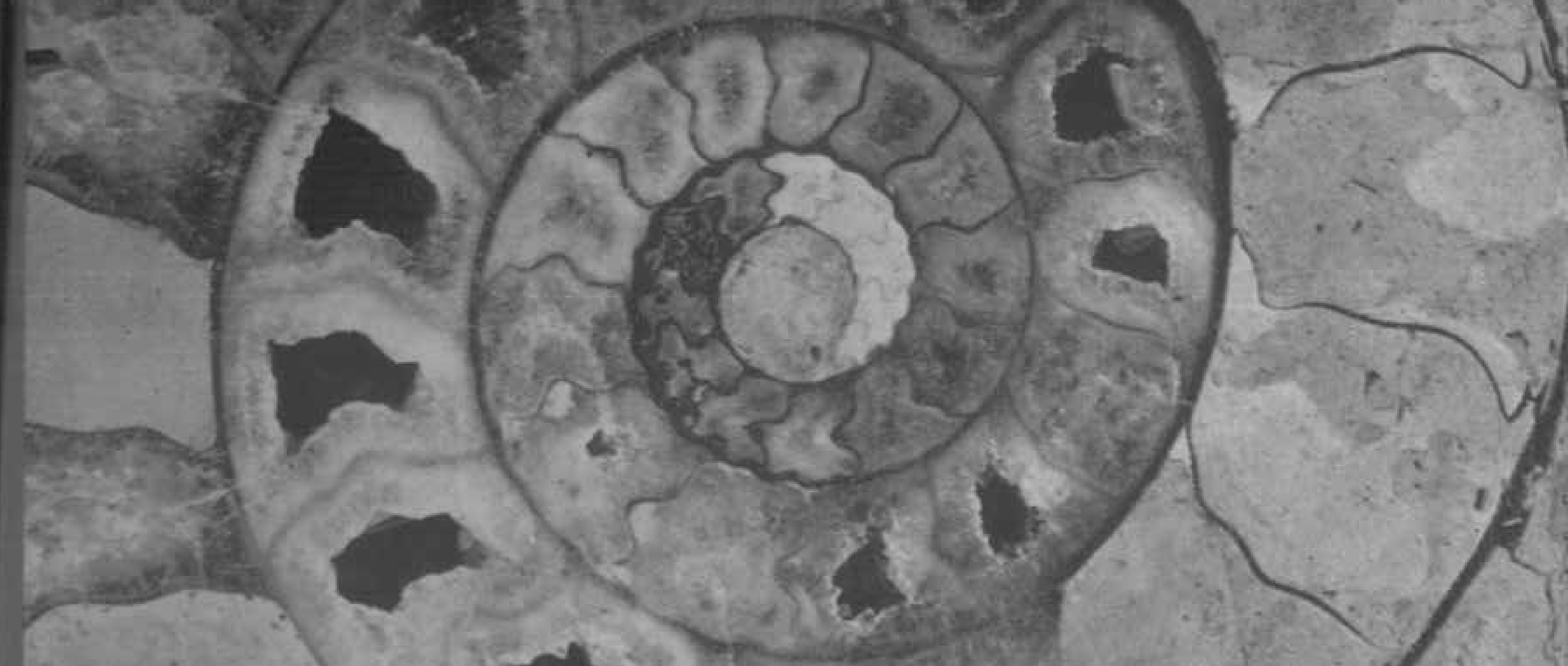
¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución W. Schwoerbel

43





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat



¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución W. Schwoerbel 43





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat



¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución W. Schwoerbel

43





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat



¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat



¿Han sido creadas las especies de animales y vegetales tal y como se conocen hoy día o se han desarrollado unas de otras? La respuesta a esta pregunta encontró el punto de partida en la teoría de la descendencia de Darwin. Desde entonces las diversas ramas de la ciencia han contribuido con sus descubrimientos y observaciones a que la teoría darwinista llegara a convertirse en la moderna teoría sintética de la evolución (neodarwinismo). El autor va introduciéndose, a partir de la historia de la evolución del caballo, en la metodología del evolucionismo, nos explica la aportación científica de la genética y, finalmente, nos presenta la teoría sintética de la evolución como base fundamental para comprender e interpretar los procesos evolutivos que intentan desvelar el origen de la vida sobre la Tierra.

Wolfgang Schwoerbel nació en Duisburg (Alemania) en 1926. Estudió zoología, botánica, bioquímica y física en la Universidad de Tubinga y tras doctorarse se ha dedicado a la enseñanza. Es catedrático de Ciencias Naturales en Alemania.

Evolución





Evolución

Teorías sobre la evolución de las especies

Wolfgang Schwoerbel

Biblioteca Científica Salvat